

P 3835

ISSN 0395-7217

Avril 1989
Trimestriel

fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE



Tome 20

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1988 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402, Saint-Martin-d'Hères Cédex.

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cédex.

G. BELLAN, Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batterie des Lions, Marseille.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE-DEBOUDEVILLE, P. PESSON, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Trésorier : F. de BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cédex 05.

Trésorier adjoint : H. MAURIN, même adresse.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Conseil pour l'année 1988 :

BARBAULT, R., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

de BEAUFORT, F. (adresse ci-dessus).

BELLAN, G. (adresse ci-dessus).

BLANDIN, P. (adresse ci-dessus).

BOURNAUD, M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex.

CANCELA DA FONSECA, J., Laboratoire de Biologie végétale et d'Écologie forestière, route de la Tour Dénécourt, 77300 Fontainebleau.

CARBIENER, R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cédex.

CORRE, J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cédex.

DELPECH, R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAÏM, B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris.

EUZET, L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cédex.

GIRARD, C., Botanique - Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT, C., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

JEANSON, C., (adresse ci-dessus).

LAGUATERIE, P., Délégation Régionale à l'Architecture et à l'Environnement de Haute-Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen.

LEVIEUX, J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

MAURIN, H., (adresse ci-dessus).

MULLER, S., Botanique et Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cédex 05.

OZENDA, P. (adresse ci-dessus).

PAUTOU, G., Botanique et Biologie végétale, Université de Grenoble B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex.

PERTHUISOT, J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Biostratigraphie ; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes.

RAMADE, F. (adresse ci-dessus).

RAPP, M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cédex.

TESTARD, P., Département de Biologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05.

TOUFFET, J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe Scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cédex.

TREHEN, P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Piélan-le-Grand.

B 3835

Avril 1989
Trimestriel

fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

I — INTRODUCTION II — RAPPEL DE DÉFINITIONS

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32



Tome 20

Bibliothèque Centrale Muséum



3 0001 00041553 8

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 20 — N° 1 — Avril —

SOMMAIRE

Ph. DUCHAUFOR. — Pédologie et groupes écologiques. I. Rôle du type d'humus et du pH	1
M. BARBERO, P. QUEZEL. — Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies	7
Ph. JULVES, J. BRUNHES, C. MIOUZE. — Études structurales et dynamiques sur des écosystèmes de tourbières acides. I. Dynamique des groupements végétaux et hydrologie d'une tourbière de l'étage montagnard du Massif central	15
D. IMBERT, B. ROLLET. — Phytomasse aérienne et production primaire dans la mangrove du Grand Cul de Sac Marin (Guadeloupe, Antilles Françaises)	27
P. BINET. — Métabolisme et adaptations des végétaux supérieurs aux contraintes hydriques, thermiques et salines	41
J.P. LUMARET. — Sécheresse et stratégies comportementales chez les Scarabéidés coprophages (Insecta, Coleoptera)	51
M. LEPAGE. — Écologie et adaptations des sociétés de termites en Afrique tropicale aride	59
J.A. BARRA, S. BELGNAOUI, N. POINSOT-BALAGUER. — Sécheresse, froid, mêmes stratégies. Un exemple type : le Collembole <i>Folsomides angularis</i>	65
J. ASTA. — Lichens et colonisation	67
J. NIZINSKI, D. MORAND, B. SAUGIER. — Modélisation du bilan de l'eau d'une forêt. Application à une futaie de chênes	69
D. MORAND, J. NIZINSKI, B. SAUGIER. — Adaptation au niveau de disponibilité en azote, en communautés herbacées. Deux exemples : <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. et <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Pres. var. <i>vulgare</i> KOCH	73
D. ROUGON, C. ROUGON. — Plasticité nidificatrice des Scarabaeoidea au Sahel	77
Tribune. Ph. JULVE. — Sur les relations entre types biologiques et stratégies adaptatives chez les végétaux	79
Résumés de thèses	81
Analyses d'ouvrages	91

CONTENTS

Ph. DUCHAUFOR. — Pedology and ecological groups. I. Roles of humus type and pH	1
M. BARBERO, P. QUEZEL. — Structures and architectures of forests with sclerophyllous species and prevention of fires	7
Ph. JULVES, J. BRUNHES, C. MIOUZE. — Studies on structure and dynamics of acid peat-bog ecosystems. I. Dynamics of vegetation and hydrology in a peat-bog in the French Massif central	15
D. IMBERT, B. ROLLET. — Above-ground biomass and primary production in the Grand Cul de Sac Marin mangrove (Guadeloupe, French West Indies)	27
P. BINET. — Metabolism and plant adaptations to water, thermic and salt stresses	41
J.P. LUMARET. — Drought and behaviour of coprophagous Scarabaeidae (Insecta : Coleoptera)	51
M. LEPAGE. — Ecology and adaptation of termites societies in arid tropical Africa	59
J.A. BARRA, S. BELGNAOUI, N. POINSOT-BALAGUER. — Desiccation, cold-hardiness, same strategies. A typical pattern : the Collembolean <i>Folsomides angularis</i>	65
J. ASTA. — Lichens and colonization	67
J. NIZINSKI, D. MORAND, B. SAUGIER. — A simulation of the forest water balance. Application for a mature oak forest	69
D. MORAND, J. NIZINSKI, B. SAUGIER. — Adaptability to the nitrogen availability in herbeceous communities. Two examples : <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. and <i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) J. et C. Pres. var. <i>vulgare</i> Koch	73
D. ROUGON, J. ROUGON. — Nidification of Scarabaeoidea in Sahel	77
Tribune	79
Summary of thesis	81
Book reviews	91

PÉDOLOGIE ET GROUPES ÉCOLOGIQUES I — RÔLE DU TYPE D'HUMUS ET DU pH (*)

par Philippe DUCHAUFOUR

Directeur honoraire du Centre de Pédologie Biologique. B.P. 34501 — VANDOEUVRE-LES-NANCY Cedex

MOTS-CLÉS : Acidité - Complexe absorbant - Type d'humus - Groupes écologiques - Acidiphiles, neutrophiles - Calcicoles, calcifuges - Minéralisation, nitrification - Azote - Phosphore - Oligo-élément.

KEY-WORDS : Acidity - Humus types - Plant communities.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Les groupes écologiques d'espèces forestières sont souvent classés en relation avec le seul pH ; en fait, il est nécessaire de prendre en compte également le type d'humus : le type d'humus détermine, d'une part la disponibilité des cations qui est en relation avec le rapport Al/Ca du complexe d'échange, d'autre part, les conditions de la nutrition azotée, par le biais de la minéralisation et de la nitrification, et de la nutrition en phosphore ; les espèces caractéristiques sont regroupées en cinq ensembles : acidiphiles stricts, acidiphiles, mésoacidiphiles, neutrophiles exigeantes, neutrophiles peu exigeantes.

SUMMARY (Review paper)

Pedology and ecological groups. I — Roles of humus type and pH

Many species of the forest plant communities are often classified in relation only with the factor acidity (pH) : in fact, it is necessary to take into account the types of humus : they determine, on one hand, the availability of the cations which is in relation with the ratio Al/Ca in the exchange complex, on the other hand, the conditions of nitrogenous nutrition, by the way of mineralisation and nitrification and of the phosphorus nutrition. The species which characterize the types of humus are gathered in five groups : strongly acidiphilous, acidiphilous, mesoacidiphilous, exacting neutrophilous and little exacting neutrophilous.

I — INTRODUCTION

Les phytosociologues et les forestiers écologistes, lors de l'inventaire des «stations» en forêt, utilisent les espèces «indicateurs» des propriétés du sol, et les regroupent par affinités écologiques, les unes caractérisant les propriétés physiques (teneur en eau p. ex.), les autres les propriétés chimiques, notamment le pH : ainsi ont été définies les espèces «acidiphiles» ou «neutrophiles» ; «calcifuges» ou «calcicoles». Mais ces dénominations sont peu précises et ne rendent pas suffisamment compte des conditions de nutrition des espèces considérées, celles-ci pouvant seules expliquer leur distribution. Or, les conditions de nutrition ne dépendent pas seulement du pH, mais elles sont en relation étroite avec les propriétés de la matière organique qui définissent les «types d'humus» ; par ailleurs, le pH ne permet de caractériser les types d'humus que de manière très incomplète et imprécise : l'objectif de cet article est d'apporter certaines précisions indispensables dans ce domaine.

II — RAPPEL DE DÉFINITIONS

Les types d'humus forestiers, en station drainée, ont été définis dans un précédent article (DUCHAUFOUR et TOUTAIN, 1986, cf. figure 1). Nous rappellerons seulement ici qu'on oppose les humus peu actifs, *Mor*, ou *Moder*, très acides, mal structurés, dont les litières à décomposition lente forment un feutrage à la surface du sol minéral, aux humus biologiquement actifs, bien incorporés, à décomposition rapide de litières, à structure grumeleuse aérée, les *Mull* : mais ces mulls actifs offrent un pH très variable, depuis les *mull carbonatés* (pH > 7), les *mull eutrophes* (pH 6 à 7), les *mull mésotrophes* (pH 5 à 5,5) et enfin les *mull acides* à pH inférieur à 5. Le pH est l'expression approximative du «taux de saturation en bases» des différents types d'humus.

Ce taux de saturation caractérise assez bien l'état du complexe d'échange des cations, qui sont en équilibre avec la solution du sol (cations dits échangeables), et peuvent donc être facilement absorbés par les racines ; ces cations peuvent être regroupés en deux ensembles à propriétés opposées : les cations dits «basiques», Ca, Mg, K, Na, sont des aliments indispensables aux plantes, et ils élèvent le pH ; leur somme exprimée en milliéquivalents p. 100 g, est désignée par la lettre S ; les cations qui engendrent l'acidité sont les ions H⁺ et Al³⁺ ; la capacité totale d'échange, désignée par l'expression

(*) Un deuxième article suivra portant sur le rôle des facteurs physiques : aération et nutrition en eau.

(**) Reçu le 23 mai 1988, accepté le 10 juin 1988.

C.E.C. ou T est donc la somme : $S + Al^{3+} + H^+$; le taux de saturation (S/T%), plus précis que le pH, permet d'opposer les sols dits « saturés » où les cations basiques (notamment Ca^{++}) sont seuls présents, aux sols désaturés ou acides, dans lesquels les ions H^+ et Al^{3+} existent en quantité croissante à mesure que le pH diminue : Al^{3+} domine dans les moder, H^+ par contre l'emporte dans les mor les plus acides ($pH < 4$).

III — RELATIONS ENTRE LES TYPES D'HUMUS ET LA DISPONIBILITÉ DES CATIONS

Pour toutes les espèces forestières, les conditions de nutrition en milieu acide et en milieu saturé s'opposent. En milieu acide, si l'ion H^+ abaisse fortement le pH et diminue l'activité biologique générale (cas des mor), c'est l'ion Al^{3+} qui se montre le plus nocif, voire toxique, à l'égard des plantes. Inversement, en milieu saturé l'ion Ca^{2+} diminue la mobilité donc la disponibilité de certains cations indispensables à la vie de la plante, en particulier d'oligoéléments : pour ces raisons, la plupart des chercheurs, écologistes ou physiologistes, ont utilisé le rapport Al/Ca du système d'échange comme valeur caractéristique.

1. TOXICITÉ DE L'ION Al^{3+} EN MILIEU ACIDE

D'après les recherches récentes, l'action nocive de l'ion Al^{3+} s'exerce de différentes façons : il empêche le développement des racines des espèces sensibles et même des feuillus sociaux (RUNGE 1986, ROST-SIEBERT 1985, RABEN 1987) ; d'autres auteurs ont mis en évidence son action « antagoniste » à l'égard de l'absorption par les racines de cations indispensables : Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ (KABATA-PENDIAS et PENDIAS 1984). Selon ULRICH (1983), l'effet toxique de l'aluminium se manifeste à l'égard de la majorité des espèces forestières, pour un rapport Al/Ca de l'ordre de 4 à 5 dans le complexe d'échange : lorsque ce rapport s'abaisse, l'acidité diminuant, la mobilité de l'ion Al décroît, car au-dessus de $pH\ 5$, il prend des formes intermédiaires $Al(OH)^{2+}$, $Al(OH)^+$ moins facilement échangeables, donc moins toxiques (DUCHAUFOR et SOUCHIER, 1980).

Cependant les différentes espèces forestières offrent une résistance très variable à l'action nocive de l'ion Al^{3+} : les espèces « acidiphiles » se montrent résistantes, alors que les « neutrophiles » y sont très sensibles, même dans les milieux d'acidité moyenne où le rapport Al/Ca tend à diminuer : SALSAC (1980) explique ces différences par l'efficacité plus ou moins grande de l'effet « barrage » opposé par les membranes à la pénétration dans les cellules des différents ions (ou inversement, à leur exsudation : les espèces neutrophiles perdent des ions Ca^{2+} et Mg^{2+} par exsudation dans le milieu extérieur, s'il est très pauvre en ces éléments).

PENEL (1979) dans le massif vosgien, RUNGE (1986) en Allemagne du Nord, ont pu, à l'aide de statistiques très précises, établir des corrélations entre la présence des principales espèces considérées comme ayant une valeur indicatrice du pH et le rapport Al/Ca des différentes stations étudiées.

D'après les résultats obtenus par ces deux auteurs, les espèces forestières peuvent être classées, en schématisant quelque peu, en trois groupes :

— Neutrophiles (p. ex. *Mercurialis perennis*, *Brachypodium sylvaticum*) $Al/Ca < 0,1$

— Mésoacidiphiles (p. ex. *Melica uniflora*, *Festuca sylvatica*) $Al/Ca < 1$

— Acidiphiles (p. ex. *Deschampsia flexuosa*) $Al/Ca > 1$

RUNGE (1986) a pu en outre, grâce à des cultures in vitro, montrer que la croissance des racines d'espèces acidiphiles n'était pas affectée par un rapport Al/Ca élevé à l'inverse de celle d'espèces neutrophiles (*Origanum vulgare*).

Il existe donc deux seuils importants, permettant de délimiter les possibilités de croissance des trois groupes d'espèces considérées, et qui correspondent en gros aux rapports Al/Ca de 0,1 et de 1.

Si on considère les espèces arborescentes, on peut noter que les réseaux se comportent, pour la plupart, en acidiphiles (LE TACON, 1976, RYAN *et al.* 1986). Quant aux feuillus sociaux (hêtre et chêne), leur optimum se situe dans les milieux d'acidité moyenne ($pH\ 5$ à $5,5$) ; Quand l'ion Al^{3+} devient très abondant dans le milieu (moder acide) les régénérations souffrent, mais peuvent survivre, à l'inverse de celles d'espèces plus sensibles, (tilleul, charme). D'autres espèces comme le frêne et l'érable champêtre, sont franchement neutrophiles : elles sont souvent accompagnées d'un sous-bois d'espèces arbustives (« fruticée calcicole »).

2. RÔLE DE L'ION Ca^{2+} DANS LES MILIEUX SATURÉS

L'influence de l'ion Ca^{2+} en excès (dans les milieux calcaires en particulier) est mieux connue que celle de l'ion Al^{3+} : on sait que l'ion Ca^{2+} provoque la « chlorose » des espèces calcifuges. D'emblée, une constatation s'impose : en milieu saturé, toute toxicité due à l'ion Al^{3+} est éliminée en raison de l'insolubilisation complète de cet élément. Mais d'autres éléments indispensables, l'ion Mg^{2+} dans certains cas, les oligoéléments, Fe^{3+} , Mn^{2+} , Zn^{2+} , voient leur solubilité et leur mobilité décroître fortement ; il peut en résulter des phénomènes de carences pour certaines espèces. D'après SALSAC (1980) les espèces acidiphiles ont tendance à accumuler du calcium dans le cytoplasme, au détriment d'autres cations indispensables. Par ailleurs, MENGEL *et al.* (1984) indiquent que, toutes choses étant égales par ailleurs, les solutions du sol sont sept fois plus riches en Fe, Mn, Zn, en milieu acide qu'en milieu calcaire.

Cette action nocive de l'ion Ca^{++} sur la croissance de certaines espèces acidiphiles peut se manifester même en milieu modérément acide (dès le $pH\ 5,5$ pour un rapport Al/Ca voisin de l'unité, selon PENEL, 1979). Mais c'est en milieu « saturé », à plus forte raison riche en carbonate de calcium actif, que cet effet atteint son maximum, les espèces acidiphiles, dites « calcifuges » étant alors complètement éliminées.

3. INFLUENCE DU TYPE D'HUMUS

Si le pH exerce une action déterminante sur les conditions de nutrition des espèces forestières, le « type d'humus » joue un rôle également très important, dans la mesure où il corrige — surtout s'il s'agit d'un mull actif — les effets nocifs du pH, qu'il soit trop bas ou au contraire trop élevé : ainsi, d'après GOH *et al.* (1986), les composés très polymérisés des complexes argilo-humiques d'un Mull, même acide, emprisonnent les ions Al sous la forme $Al(OH)_3$ et diminuent leur toxicité. Inversement, LE TACON (1976) a clairement montré que la croissance de l'épicéa, espèce acidiphile, était

possible en milieu calcaire, à condition qu'une matière organique abondante abaisse le pH.

D'autre part, l'intérêt de la prise en considération du type d'humus réside dans le fait qu'il intègre l'ensemble des propriétés du profil, horizons minéraux compris, et aussi qu'il oriente la pédogenèse dans une direction déterminée : **brunification** (mull modérément acide), **calcification** (mull eutrophe ou carbonatée), **podzolisation** (moder et mor très acides), les formes intermédiaires étant fréquentes en liaison avec la composition du matériau d'origine.

Les statistiques effectuées par ESPIAU en Corse (1978) et par PENEL, dans les Vosges (1979), montrent précisément le rapport étroit qui existe entre le type d'humus et le rapport Al/Ca du complexe absorbant, dont nous avons souligné le rôle déterminant.

— **Mor** : $Al/Ca > 1$; (cations acides : $H > Al$).

— **Moder** : $Al/Ca > 1$, le plus souvent de l'ordre de 4 à 5 (cations acides : $Al > H$).

— **Mull acide** : Al/Ca voisin de l'unité.

— **Mull mésotrophe** : $Al/Ca < 1$, décroissant très rapidement lorsque le pH augmente et dépasse 5, l'ion Al prenant alors des formes moins mobiles, donc moins nocives.

— **Mull eutrophe** (saturé) et **Mull carbonaté** : disparition complète des formes d'aluminium assimilables ; insolubilisation de plus en plus marquée (en milieu calcaire) de certains oligoéléments, Fe, Mn, Zn.

Ainsi, les valeurs caractéristiques du rapport Al/Ca des différents humus sont en relation étroite avec les exigences des groupes d'espèces que nous avons distingués antérieurement : les «acidiphiles» se localisent de préférence sur les moder et les mor, les «mésocacidiphiles» sur les mull mésotrophes, les «neutrophiles» sur les mull eutrophes et carbonatés.

IV — RELATIONS ENTRE LES TYPES D'HUMUS ET LES NUTRITIONS AZOTÉE ET PHOSPHORÉE

En milieu acide, il existe un certain parallélisme entre les conditions de nutrition en azote et en phosphore : ces éléments sont en effet stockés (en totalité pour l'azote, pour la plus grande part pour le phosphore) sous la forme organique, dans l'humus ; c'est la rapidité de la minéralisation annuelle des deux éléments, qui détermine le rythme de leur absorption, sous la forme minérale exclusive ; les quantités mises à la disposition des plantes décroissent du mull mésotrophe vers les moder et surtout vers les mor.

Par contre, il en va tout autrement des milieux saturés, où la divergence de comportement des deux éléments s'affirme : alors que l'azote est libéré sous la forme exclusivement nitrrique très soluble, très assimilable, la solubilité et l'assimilabilité du phosphore diminuent à mesure que les solutions du sol sont plus riches en calcium.

Les recherches effectuées dans différents pays sur la nutrition azotée des espèces forestières ont été nombreuses et variées : elles permettent de faire utilement le point sur cette question. On est malheureusement moins bien renseigné au sujet du phosphore ; cependant, l'état de nos connaissances est suffisant pour pouvoir établir des comparaisons à ce sujet entre les différents humus.

1. LES EXIGENCES EN AZOTE DES ESPÈCES FORESTIÈRES

Elles sont très différentes si on considère les groupes écologiques que nous avons distingués, ces différences se manifestant à la fois sur le plan quantitatif et sur le plan qualitatif : les résultats des cultures effectuées en conditions artificielles, sur des milieux de composition bien déterminée, en font foi.

□ **Sur le plan quantitatif**, les espèces caractéristiques des mull mésotrophe et acide, s'avèrent plus exigeantes que les espèces des moder et surtout celles des mor : ROBINSON et RORISON (1985) ont mis en évidence les faibles exigences de *Deschampsia flexuosa*, caractéristique des moder ; celles des espèces du mor (callune, éricacées diverses) sont encore plus réduites.

□ **Sur le plan qualitatif**, l'opposition qui existe entre les espèces acidiphiles et neutrophiles est encore plus marquée : les acidiphiles se montrent inaptes (ou peu aptes) à réduire l'azote absorbé sous la forme nitrrique pour la synthèse de leurs acides aminés (SALSAC 1980, LE TACON 1976, en ce qui concerne l'épicaea) ; elles absorbent de préférence l'azote minéral disponible sous sa forme ammoniacale (ion NH_4^+ , lié au complexe d'échange cationique).

Au contraire, les neutrophiles, si elles sont parfaitement capables de réduire les nitrates, s'accommodent difficilement, en milieu mal tamponné, de l'absorption d'ions NH_4^+ , échangeables : cette absorption libre, en effet, par échange, des ions H^+ au niveau des racines absorbantes, ce qui accentue l'acidité et a pour effet d'élever localement le rapport Al^{3+}/Ca par altération des silicates (RUNGE 1986) : cet ion Al agit non seulement par sa toxicité propre, comme on a pu le constater dans le paragraphe précédent, mais aussi d'après JARVIS et HATCH (1986), KELTJENS et ULDEN (1987) parce qu'il freine l'absorption d'azote minéral, sous les deux formes, surtout sous la forme nitrrique, par les espèces neutrophiles.

Quant aux espèces du mull mésotrophe, elles semblent capables d'utiliser l'azote minéral sous ses deux formes : cationique (NH_4^+) et anionique (NO_3^-) : c'est le cas des feuillus sociaux, hêtre, chêne. RUNGE (1986) a toutefois montré qu'une nutrition azotée exclusivement ammoniacale, combinée à une forte acidité/alumineuse, nuisait à la croissance du semis de hêtre.

En conclusion, s'il convient de distinguer les deux formes d'acidité (H^+ et Al), il est aussi nécessaire d'évaluer, dans les bilans concernant le cycle de l'azote, la proportion relative des deux formes d'azote minéral (NH_4^+ et NO_3^-) : taux de nitrification, $N-NO_3^-/N_{min}$, total % produites par les différents types d'humus.

2. INFLUENCE DU TYPE D'HUMUS SUR LA NUTRITION AZOTÉE

La minéralisation de l'azote intervient à un rythme très différent suivant le type d'humus, lent pour les moder et les mor, rapide pour les mull mésotrophes : on dit alors que ces humus s'opposent par le «turnover» de l'azote. L'azote d'abord libéré sous la forme ammoniacale, est ensuite nitrifié de façon plus ou moins complète : minéralisation et nitrification dépendent évidemment du pH, mais aussi d'un autre paramètre, souvent pris en considération par les pédologues, le rapport C/N : pour les humus désaturés, moder, mull mésotrophe, cette double activité — minéralisation et nitrification — est d'autant plus élevée que le rapport C/N est plus

faible (HERBAUTS, 1974).

Divers auteurs, HERBAUTS (1974 et 1980), FAILLE (1975), VAN PRAAG et WEISSEN (1976), LEMÉE (1982), BELGRAND et DUCHAUFOR (1981), NYS (1987), ont évalué par des mesures effectuées, soit *in situ*, soit au laboratoire (incubation à l'étuve), la quantité d'azote minéralisée, par ha et par an, pour divers types d'humus forestiers de futaies de chênes et hêtres en climat tempéré ; ils ont également mesuré la rapidité et l'intensité de la nitrification : tous ces auteurs ont obtenu des résultats comparables, l'optimum se situant au niveau du mull mésotrophe ; la production totale d'azote minéral a tendance à s'abaisser en milieu saturé, surtout calcaire ; elle décroît beaucoup plus vite encore dans les humus très acides de type moder ou mor.

Il est possible de résumer ces résultats de la façon suivante :

— **Mull mésotrophe** (pH 5 à 5,5 ; C/N < 15), la production d'azote minéral peut être évaluée à 80 à 100 kg d'azote par ha et par an, les variations étant liées aux conditions de climat local et d'économie de l'eau : le cycle est modifié et le turnover accéléré lors des coupes. L'azote minéral est libéré sous les deux formes ; la nitrification est en effet progressive ; mais le bilan annuel montre, au total, la prédominance de la forme nitrrique.

— **Les mull eutrophes**, surtout les **mull carbonatés**, se minéralisent plus lentement, et cela d'autant plus que le pH est plus élevé, en raison de l'action inhibitrice de l'ion calcium, s'il est en excès dans le sol ; la nitrification est rapide et totale ; les nitrates étant solubles, une partie est perdue par drainage profond.

— **Les moder** (pH < 5, C/N 20 à 25), libèrent beaucoup moins d'azote minéral, environ la moitié, si on les compare aux mull mésotrophes ; même, le tiers, d'après NYS, quand il s'agit de moder de résineux peu actif ; la nitrification est très lente et dans le bilan total, la forme NH_4^+ l'emporte sur la forme nitrrique (taux de nitrification inférieur à 50 %).

— **Les mor** (pH ≤ 4, C/N > 25), se caractérisent par une baisse très rapide de la production annuelle d'azote minéral lorsque le rapport C/N augmente (le «turnover» du carbone et de l'azote est de plus en plus lent) : le mor «inactif» des landes à bruyères, à C/N supérieur à 30, d'après ADAMS (1986), ne libère que des quantités infimes d'azote minéral : la mycorhization des espèces colonisant ces humus serait susceptible d'améliorer quelque peu leur nutrition azotée (calune, éricacées diverses). Dans ces milieux très peu actifs la nitrification est pratiquement nulle.

3. CONDITIONS DE LA NUTRITION EN PHOSPHORE

Malgré les renseignements insuffisants que nous possédons sur ce sujet, il semble qu'il existe un parallélisme étroit entre les nutriments azotée et phosphorée, pour les humus désaturés : ceci est confirmé par MULLER (1980) : l'optimum se situe au niveau des mull mésotrophes. En ce qui concerne les moder et les mor, la minéralisation du phosphore organique est nettement plus lente, les formes libérées étant lessivées, puis insolubilisées par les oxydes de fer et d'aluminium résultant du processus de podzolisation, qui est souvent lié à ces humus. Inversement, en milieu saturé, la mobilité et la solubilité du phosphore décroissent, dès le pH 6-7 sous l'influence de l'ion calcium (SCHACHTSCHABEL, 1973) : cette insolubilisation atteint son maximum, au sein des mull carbonatés, à pH supérieur à 7, ce processus étant connu des pédologues sous le nom de «rétrogradation apatitique» (ARVIEU, 1980) ; il convient toutefois de signaler qu'une teneur élevée en matière organique abaisse le pH par

production de CO_2 , ce qui est susceptible d'améliorer la nutrition en phosphore. Néanmoins il est fréquent que les résineux acidiphiles (épicéa, pin sylvestre) souffrent d'une carence en phosphore sur de tels milieux (CARTER, 1987).

En conclusion : l'étude de la nutrition azotée et phosphorée des plantes forestières, confirme, en les renforçant, les conclusions formulées à propos de l'action du pH et de l'absorption des cations : les trois groupes d'espèces que nous avons distingués à ce propos, se distinguent également par les conditions de leur nutrition en azote et en phosphore.

Les acidiphiles (caractéristiques des moder et des mor) sont peu exigeantes en N et en P ; elles absorbent l'azote préférentiellement sous la forme ammoniacale.

Les mésoacidiphiles, caractéristiques des mull mésotrophes sont quantitativement les plus exigeantes, mais elles peuvent absorber l'azote indifféremment sous les deux formes, ammoniacale et nitrrique.

Les neutrophiles, sont, en général, moins exigeantes en phosphore ; en revanche, elles absorbent l'azote sous la forme nitrrique exclusivement : elles caractérisent les mull eutrophes et carbonatés.

En fait, les résultats obtenus conduisent à introduire des nuances et notamment à subdiviser le premier, ainsi que le troisième groupe, en deux parties.

Les espèces caractéristiques du mor sont bien adaptées à des conditions de nutrition en N et P, exceptionnellement mauvaises, beaucoup plus que celles qui colonisent le moder : elles seront qualifiées d'acidiphiles strictes.

De même, il conviendra de distinguer deux groupes de neutrophiles : les **neutrophiles exigeantes**, qui doivent trouver dans le sol des quantités encore importantes d'azote nitrrique et de phosphore (p. ex. *Mercurialis perennis*) ; et les **neutrophiles peu exigeantes**, qui s'accoutument de conditions de nutrition plus difficiles en ces deux éléments (ainsi qu'en oligoéléments) qui caractérisent les mull carbonatés, riches en calcaire actif, et pauvres en humus (p. ex. *Bromus erectus*, et les divers arbustes de la «fruticée» dite «calciicole»).

V — RÉCAPITULATION D'ENSEMBLE

La confrontation de l'étude du comportement des espèces forestières à l'égard de l'absorption des cations d'une part, des nutriments azotée et phosphorée d'autre part, met en évidence l'interaction existante entre ces deux formes de nutrition, qui se conditionnent mutuellement : le type d'humus est un milieu strictement défini qui est en corrélation étroite avec la présence de tel ou tel groupe écologique, dont les exigences sont bien déterminées : ceci nous a conduit à distinguer cinq grands groupes, caractéristiques des cinq types d'humus fondamentaux (Tab. 1).

□ **Espèces du mor (acidiphiles strictes) :** Tolérance à l'égard des toxicités H^+ et Al^{3+} ; forte sensibilité à l'excès de calcium (chlorose) ; faibles exigences en N et P (exemple : éricacées).

□ **Espèces du moder (acidiphiles) :** Tolérance à l'égard de la toxicité Al^{3+} ; forte sensibilité à l'excès de calcium ; exigences en N (NH_4^+) et P un peu plus élevées que celles des espèces du Mor (ex : *Deschampsia flexuosa*).

□ **Espèces du mull mésotrophe (mésoacidiphiles) :** peu sensibles aux formes les moins toxiques d'ions Al ; exigences fortes en N (sous les deux formes) et en P ; (ex : *Melica uniflora*, *Lamium galeobdolon*).

□ **Espèces du mull eutrophe** (neutrophiles exigeantes) : très sensibles à toutes les formes d'aluminium ; exigence marquée en azote **nitrique**, et dans une certaine mesure, en phosphore ; bonne adaptation à l'absorption d'oligoéléments, même en milieu saturé ; (ex : *Mercurialis perennis*, *Brachypodium sylvaticum*).

□ **Espèces du mull carbonaté** (neutrophiles peu exigeantes), notamment en azote (**nitrique**) et surtout en phosphore ; forte sensibilité à toutes les formes de toxicité aluminieuse, résistance très forte aux processus chlorosants (ex : *Bromus erectus*).

N.B. Les espèces dites nitratophiles, sont, en fait des neutrophiles exceptionnellement exigeantes en nitrates (ex : *Urtica dioica*).

Il convient cependant de souligner que la correspondance entre ces groupes écologiques et les types d'humus considérés n'est pas mathématique : leur extension dépasse les conditions optimales de leur croissance. Par ailleurs, les humus eux-mêmes forment un « continuum écologique » présentant de nombreuses formes intermédiaires : il existe des « mull-modér » et même des mull acides (à pH inférieurs à 5) et pourtant biologiquement actifs. Pour ces différentes raisons, il est difficile de définir des « seuils écologiques » précis pour les groupes d'espèces, seuils qui peuvent d'ailleurs varier, d'une espèce à l'autre, à l'intérieur d'un même groupe. Il est aussi fréquent que des espèces appartenant à des groupes différents, donc qui doivent *a priori* s'exclure, coexistent sur

une même station : de telles coexistences permettent souvent une interprétation plus fine des conditions locales de nutrition.

Nous donnerons quelques exemples de « chevauchement » souvent observés :

— Les **espèces du modér** peuvent prospérer sur les mull acides, mais elles sont souvent éliminées dans ces stations, par des espèces plus exigeantes.

— Les **espèces du mull mésotrophe**, débordent aussi bien sur les mull acides, que sur les mull eutrophes.

— Les **neutrophiles exigeantes**, peuvent croître sur les mull mésotrophes, les plus actifs et les moins toxiques en ions aluminieux ; également sur les mull carbonatés, contenant peu de calcaire actif, mais beaucoup de matière organique.

Quant aux **neutrophiles peu exigeantes**, elles sont parfaitement susceptibles de coloniser les mull eutrophes, dans la mesure où elles ne sont pas éliminées par la concurrence des espèces plus exigeantes : **contrairement à ce qu'on croit souvent à propos des « calcicoles », aucune espèce n'exige la présence de calcaire dans le sol.**

Inversement, beaucoup d'espèces dites « calcifuges » ne sont pas véritablement « acidiphiles » : elles fuient seulement les conditions de nutrition très défavorables qui caractérisent les milieux calcaires ; ainsi, le pin maritime, la fougère aigle peuvent croître sur des mulls mésotrophes, voire même eutrophes.

TABLEAU I

Relations entre les types d'humus et les groupes écologiques

Type d'humus	pH (eau)	C/N	Al/Ca	N _m	$\frac{NMO_3}{N_m} \%$	PO_4^{3-}	Fe-Mn	Distribution	Groupes écologiques
MOR	< 4	> 25	> 1	—	0	—	+	↑	Acidiphiles stricts (<i>Calluna vulgaris</i>)
MODER	< 4,5	18,25	> 1	+	< 50 %	+	++	— — — — —	Acidiphiles (<i>Deschampsia flexuosa</i>)
MULL acide	4,5-5	≤ 15	~ 1	+++	≥ 50 %	+++	+++	↑	
MULL mésotrophe	5-5,5	≤ 15	< 1	+++	> 50 %	+++	+++	↓	Méso-acidiphiles (<i>Melica uniflora</i> , <i>Lamium galeobdolon</i>)
MULL eutrophe	6-7	10-12	0	++	100 %	+	+	↑	Neutrophiles exigeantes (<i>Mercurialis perennis</i>)
MULL carbonaté	> 7	10-12	0	+	100 %	—	—	— — — — —	Neutrophiles peu exigeantes (<i>Bromus erectus</i> fruticée neutrophile)

N.B. Signification des symboles ; disponibilité des éléments : — mauvaise ou nulle ; + médiocre ; ++ bonne ; +++ très bonne.

VI — CONCLUSION

La seule prise en considération du pH et de la présence (ou l'absence) de calcaire dans le sol ne suffit pas à expliquer la répartition des espèces forestières, qu'il s'agisse des arbres ou des espèces du sous-bois : seule, la mise en vedette du type d'humus et de ses propriétés, fournies des indications valables sur les conditions de nutrition qui régissent cette répartition : il convient, en effet, de rappeler le rôle fondamental des humus actifs de type *mull*, qui sont susceptibles de corriger dans une large mesure les propriétés défavorables du matériau d'origine ; s'il est acide et pauvre en nutriments, l'humus les concentre en surface par le jeu du cycle biogéochimique, notamment le calcium ce qui élève le pH et améliore l'activité biologique. Si au contraire, le milieu minéral est très calcaire, l'humus provoque, grâce à ses acides organiques et au CO₂ produit, une élimination d'une partie des carbonates actifs, et un abaissement du pH : dans les deux cas, l'amélioration des conditions de nutrition qui en découle, est bénéfique pour la plupart des espèces forestières. Deux exemples permettent d'illustrer cette proposition : une espèce neutrophile, telle que *Mercurialis perennis*, peut prospérer sur des mull colluviaux épais et très humifères sur matériau granitique à pH voisin de 5 (Martine PENEL, Vosges 1979) ; l'ion aluminium est rendu inactif par sa transformation en ion complexe hydroxylalumineux, ce qui abaisse le rapport Al/Ca du complexe d'échange. Inversement, LE TACON (1976) a montré qu'une espèce réputée acidiphile, l'épicéa, pouvait croître de façon satisfaisante sur un sol contenant du calcaire, à condition que la quantité de matière organique présente et son activité, permettent l'abaissement du pH en-dessous de 7.

Cette note débouche sur une conclusion pratique concernant la typologie (et cartographie) des stations, en matière forestière : elle montre que les associations végétales ne doivent pas être étudiées seulement par voie statistique et de façon indépendante du milieu, notamment du sol, mais qu'il convient de mettre en évidence les relations qui existent entre elles et le milieu : c'est le seul moyen efficace de renseigner le sylviculteur sur les conditions de nutrition qui caractérisent une station donnée : ce dernier est alors en mesure d'adopter les règles de sylviculture les mieux adaptées à ces conditions. (cf. DUCHAUFOR, 1986). C'est dans cet esprit que certains catalogues de station ont été élaborés (BECKER *et al.* 1980, BRETHERS, 1984) ; c'est là un réel progrès : mais les corrélations types d'humus - groupes écologiques peuvent être mises en vedette de façon plus explicite encore.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS J.A., 1986. — *Soil Biol. Biochemistry*, **18** (1), 45-51.
- ARVIEU J.C., 1980. — *Science du Sol*, **3**, 179-180.
- BELGRAND M. et DUCHAUFOR Ph., 1981. — *C.R. Acad. Agric. France*, **13**, 1146-1156.
- BECKER M., LE TACON F. et TIMBAL J., 1980. — Les plateaux calcaires de Lorraine. Ecole du GREP, Nancy, 216 p.
- BRETHERS A., 1984. — *Catalogue des stations forestières de la Haute-Normandie*, ONF, Paris, 423 p.
- CARTER M.R., 1987. — *Soil Science*, **144** (3), 175-180.
- DUCHAUFOR Ph., 1984. — *Abbrégé de pédologie*, Masson édit., Paris, 220 p.
- DUCHAUFOR Ph., 1986. — *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **72** (10), 883-891.
- DUCHAUFOR Ph. et SOUCHIER B., 1980. — *C.R. Acad. Agric. Fr.*, **4**, 391.
- DUCHAUFOR Ph. et TOUTAIN F., 1986. — *Bulletin d'Écologie*, **17** (1), 1-10.
- ESPIAU P., 1978. — *Science du sol*, **3**, 167-184.
- FAILLE A., 1975. — *Oecologia plantarum*, **10** (1), 43-62.
- GOH T.B., HUANG P.M. et RENNIE D.A., 1986. — *Comm. Soil Sc. Plant. Anal.*, **17** : 515-531.
- HERBAUTS J., 1974. — *Disponibilité potentielle en azote minéral des différents types forestiers lorrains*, Thèse 3e cycle, Nancy, 70 p.
- HERBAUTS J., 1980. — *Ann. Sci. forest.*, **37** (3), 189-199.
- JARVIS S.C. et HATCH D.J., 1986. — *Plant and Soil*, **95** (1), 43-55.
- KABATA PENDIAS A. et PENDIAS K., 1984. — *Trace Elements in Soils and Plants*. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- KELTJENS W.G. et VAN ULDEN P.S., 1987. — *Plant and Soil*, **104** (2), 227-234.
- LEGROS J.P., ARTY J.P. et DORIOZ J.M., 1987. — *Documents de cartographie écologique*, Grenoble, XXX, 137-157.
- LEMEE G., 1982. — *Rev. Ecol. Biol.*, **19** (4), 485-499.
- LE TACON F., 1976. — *Le calcaire dans le sol, influence sur le comportement de l'épicéa et du pin noir*. Thèse doc. ès. Sc. Nancy, 215 p.
- MENGEL K., BREININGER M.T. et BUBEL W., 1984. — *Plant and Soil*, **81** (3) 334-344.
- MULLER G., 1980. — *Pflanzenproduktion : Bodenkunde*. VEB, Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin DDR, 392 p.
- NYS C., 1987. — *Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier*. Thèse doct. état. Univ. Nancy 1, INRA. 200 p.
- PENEL M., 1979. — *Caractérisation physico-chimique des humus forestiers acides en relation avec la végétation*. Thèse 3e cycle Nancy, 116 p.
- RABEN G.H., 1987. — *Mitteilungen der D.B.G.* Göttingen, **55** (II), 651-656.
- ROBINSON D. et RORISON I.H., 1985. — *J. of Soil Science* (Oxford), **36** (1), 71-85.
- ROST-SIEBERT K., 1985. — *Mitteilungen der D.B.G.*, Göttingen **43**, (1) : 447-452.
- RUNGEM., 1896. — XIIIe Congrès International Science du Sol, T. III, Transactions, p. 941.
- RYAN P.J., GESSER S.P. et ZASOSKI R.J., 1986. — *Plant and Soil*, **96** (2), 239-257 et 259-272.
- SALSAC L., 1980. — *Science du Sol*, **1**, 45-77.
- SCHACHTSCHABEL P., 1973. — *Zeitschrift f. Pflanzenernähr. Bodenkunde*, **135**, 3-11.
- ULRICH B., 1983. — in ULRICH (B.) et PANKRATH J., *effets of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. REIDEL édit. Dordrecht, 127-146.
- VAN PRAAG H.J. et WEISSEN F., 1976. — *Bull. Soc. roy. forest. belge*, **83**, 175-188.

STRUCTURES, ARCHITECTURES FORESTIÈRES À SCLÉROPHYLLS ET PRÉVENTION DES INCENDIES*

par Marcel BARBERO et Pierre QUEZEL

Faculté des Sciences de Marseille, URA-CNRS 1152 — 13397 MARSEILLE

MOTS-CLÉS : Perturbations - Incendies - Conditions d'éclosion
- Structures et architectures - Modèles forestiers (expansionniste,
résistance, stabilisation) - Écologie théorique et appliquée.

KEY-WORDS : Disturbances - Forest-fires - Fire bursting - Struc-
ture and architecture - Forestal patterns (expansionist, resistance,
stabilization) — Theoretical and management ecology.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Les auteurs, par l'analyse des fonctions de réponses des principales essences forestières de la région méditerranéenne française aux perturbations catastrophiques de type «incendies», définissent trois modèles principaux d'occupation spatiale, caractéristiques des forêts majeures de l'étagé méditerranéen.

- le modèle expansionniste,
- le modèle de résistance,
- le modèle de stabilisation.

Pour chacun d'eux ils analysent les stratégies adaptatives comparées du Pin d'Alep, du chêne vert, du chêne blanc et de leurs sclérophylles associés. Ils insistent sur l'intérêt d'une bonne connaissance des ces modèles en vue de la prévention raisonnée des incendies.

SUMMARY (Review paper)

Structures and architectures of forests with sclerophyllous species and prevention of fires

The authors, using the analysis of the functions of response to catastrophic disturbances like forest fires of the main woody species in the French Mediterranean region, define three main patterns of spatial occupation which characterize the forests of the Mediterranean level:

- the expansionist pattern,
- the resistance pattern,
- the stabilization pattern.

For each of them, they analyze the comparative adaptive strategies of *Pinus halepensis*, *Quercus ilex*, *Quercus pubescens* and of the sclerophyllous associated species. They dwell on the interest of an extensive knowledge of these patterns for the rational prevention of fires.

1 — AVANT-PROPOS

Les incendies de forêt représentent une des perturbations majeures auxquelles sont soumis les espaces méditerranéens. Ils sont loin d'être un fait récent et les statistiques présentées pour le département du Var, le mieux connu depuis un siècle (Tab. I), sont édifiantes. Elles montrent d'une part la régularité et l'ampleur du phénomène et, d'autre part, elles traduisent l'évolution des types de feux et le caractère différent des formations végétales affectées.

Ainsi, depuis 1886, le feu a détruit durant une première phase les pelouses et les fruticées, puis pendant une deuxième période les maquis, garrigues et forêts de feuillus et actuellement il touche principalement les peuplements de résineux.

Les causes des incendies de forêts sont bien connues et les travaux d'AMOURIC (1985) s'appliquent à en donner un bilan synthétique. Parmi les plus récentes relevons :

- l'augmentation de la fréquentation qui a tendance à s'accroître en été au moment des périodes critiques ;
- l'urbanisation des forêts, aujourd'hui à l'origine de l'éclosion d'un très grand nombre d'incendies ;
- la pénétration par des routes de la plupart des massifs forestiers ;
- la pyromanie.

Mais d'autres causes structurelles liées aux conditions écologiques sont essentielles dans le déclenchement des feux (BARBERO, LOISEL, QUEZEL, 1986) :

- les conditions climatiques jouent tout d'abord un rôle considérable dans l'éclosion des incendies et dans leur irrégularité interannuelle et interrégionale ;

- durée de la période de sécheresse, importance de la

* Reçu le 1er février 1988, texte révisé accepté le 10 juin 1988

TABLEAU I

Répartition par classes de superficie et types de végétation brûlés depuis un siècle dans le département du Var (1886-1986, manquent 1890, 95, 1914-15-18)

Classes	Superficies	Années
1	moins de 1.000 ha	20
2	1.000 à 5.000 ha	46
3	5.000 à 10.000 ha	14
4	10.000 à 15.000 ha	4
5	15.000 à 20.000 ha	4
6	20.000 à 25.000 ha	4
7	25.000 à 30.000 ha	2
8	plus de 30.000 ha	1
Répartition des années rouges		
4	1917, 1919, 1931, 1979	
5	1936, 1962, 1964, 1970	
6	1923, 1934, 1950, 1968	
7	1927, 1942	
8	1943 (guerre)	
Situation des dernières années		
3	1986	
2	1987	
3	1985	
4	2984	
Types de végétation brûlés dans le Var par importance décroissante des formations végétales brûlées		
1886-1925	Feux d'écobuage sur fruticées à chamaephytes	
1925-1950	Maquis - garrigues - forêts de feuillus et de résineux.	
1950-1986	Forêts de résineux, de feuillus, maquis et garrigues	

répartition des pluies de fin de printemps et de début d'été, qui justifient le passage obligé par une analyse fréquentielle des données physiques du climat pour appréhender les problèmes d'incendies ;

- durée et intensité du vent qui sont essentielles après éclosion.

Tous ces facteurs ont des incidences directes sur le bilan hydrique général et ils doivent être étudiés à l'échelle microrégionale.

— Les conditions géopédologiques sont également fondamentales :

- situation topographique des sols, profondeur, fragmentation de la roche mère, texture et structure ;

- aptitude au stockage de l'eau utilisable par les végétaux.

La connaissance de ces éléments est capitale pour évaluer les risques en termes physiques de déclenchement des incendies aussi bien dans l'espace (stations à sols profonds présentant le moins de risques) que dans le temps (prévision au jour, à la période, au mois).

Tous ces facteurs présentent de fortes variations et les méthodes statistiques intégrant la prise en compte régulière de données sur le terrain seront de plus en plus utilisées pour évaluer au mieux les risques.

Parallèlement à cette approche physique des milieux, la nécessité est rapidement apparue de bien connaître le matériel sous ses différents aspects (DELABRAZE, 1985) :

- le végétal dans ses caractéristiques écophysiologiques et notamment son aptitude à stocker l'eau, à la conserver dans l'espace et dans le temps ;

- le végétal dans ses caractéristiques phytochimiques comme par exemple la composition en produits volatils et inflammables. Ces bases de données sont indispensables pour connaître les aptitudes ou la résistance des plantes à l'inflammabilité (DELABRAZE, 1985) ;

- les populations :

— caractéristiques des populations et des stratégies de régénération de leurs constituants principaux ;

— modes d'occupation et de croissance spatiotemporels ;

— aptitude de réponses aux perturbations d'ordre climatique (stressed site) ou anthropique (perturbed site).

- les communautés : la connaissance de la façon dont les espèces végétales s'agencent en colonisant l'espace et des conditions dans lesquelles elles évoluent dans le temps sont le passage obligé pour assurer les meilleures prévisions en matière de risques de déclenchement des feux mais aussi pour orienter l'intervention au sol (prévention en amont et lutte).

2 — STRUCTURES ET ARCHITECTURES DES FORÊTS SCLÉROPHYLLLES

La connaissance des structures et architectures des écosystèmes à sclérophylles méditerranéens est donc un des éléments déterminants non seulement du point de vue fondamental et théorique mais aussi finalisé pour proposer aux aménageurs des actions de gestion raisonnée allant dans le sens d'une prévention qui diminue non seulement les risques d'incendies mais qui, en terme biologique, débouche sur le maintien de la diversité spécifique.

L'approfondissement des recherches sur les structures (modèles d'occupation au sol des espèces majeures) et des architectures (modèles d'occupation volumique) peut apparaître comme une redondance inutile tant les travaux existants sur ces structures, souvent descriptifs, ont été importants. En fait la controverse dans leur caractérisation vient du fait que les méthodologies utilisées, en particulier dans la phytosociologie sigmatiste, s'appuient sur le faux concept de zone homogène trop simplifiant pour aborder à différents niveaux d'échelles d'étude des structures particulièrement hétérogènes des milieux méditerranéens qui sont dominantes dans le tissu spatial où elles occupent des aires extrêmement variables. Ainsi, VIGNES (1980), en travaillant sur les communautés de Provence et en se basant sur des relevés étudiés dans leurs aires minimales (manière qui est restée trop intuitive pour asseoir la notion d'homogénéité), montre que celles-ci pouvaient aller de 0,43 m² à 710 m². Les recherches actuelles sur l'hétérogénéité répondent donc à la quasi impossibilité dans laquelle on se trouve de caractériser les communautés comme des entités propres. L'homogénéité est donc

un concept répondant à un objectif d'une recherche, mais pas à tous. Une structure homogène en phytosociologie peut être très hétérogène dans sa perception à un autre niveau d'approche.

D'autre part, il ne faut pas oublier que les études sur les structures et les architectures portent moins sur l'analyse de leurs similitudes spatiales que sur leurs différences et, de ce fait les théories relatives aux successions déterministes qui s'appliquent à petite échelle, ne sauraient être généralisées à grande échelle. Le développement temporel des structures et architectures évoqué plus haut est davantage probabiliste que déterministe (SIMBERLOF, 1980).

De ce fait, l'étude des structures et architectures des écosystèmes forestiers a de plus en plus pour passage obligé la biologie des populations des essences majeures participant à ces écosystèmes (MIGLIORETTI, 1987) ; il faut en effet étudier le nombre et la distribution des individus, le taux de croissance potentiel en fonction des ressources disponibles des milieux, les processus de concurrence intra et interspécifique déterminant la distribution actuelle, l'évolution des populations dans le temps.

La connaissance de tous ces paramètres est à la base des études sur les successions, surtout après perturbations.

2.1. Modèles de réponses aux perturbations de type incendies

La plupart des forêts méditerranéennes représentent des systèmes « du nom équilibre » parfaitement adaptés dans l'espace et dans le temps aux phénomènes exogènes et donc aux catastrophes que souvent ils engendrent.

Parmi les facteurs de variabilité il faut distinguer :

- ceux qui correspondent aux stress, comme par exemple la sécheresse estivale (stress-hydrique) qui est régulière pour la végétation méditerranéenne et présente des fluctuations interannuelles importantes ;

- ceux qui, comme les contraintes écologiques, sont la résultante sur les écosystèmes de l'expression d'un stress climatique à l'échelle locale ou stationnelle suivant les conditions topographiques de substrat et de sol ;

- ceux qui obéissent au concept de perturbations qui sont occasionnées par des conditions climatiques exceptionnelles (chablis à l'occasion de tempêtes) ou par des pressions d'ordre anthropique de durée et d'intensité différentes (incendies, parcours, coupes).

Beaucoup de biologistes avancent l'hypothèse que le dynamisme progressif de la végétation pour accélérer la perturbation qui crée l'installation d'espèces agressives dans les communautés et dont la durée peut être très variable dans l'espace et dans le temps.

Il est sûr qu'aux échelles paléohistorique et historique les perturbations ont largement façonné les écosystèmes et qu'aujourd'hui encore celles-ci sont un des moteurs de la variabilité spatiale et de l'hétérogénéité stationnelle des forêts méditerranéennes.

2.1.1. Le modèle expansionniste

Le pin d'Alep est l'exemple même du modèle expansionniste. Dans le midi méditerranéen français les statistiques suivantes traduisent son emprise sur le tapis végétal (Fig. 1).

25 000 ha en 1850
36.000 ha en 1878
105.000 ha en 1904
130.000 ha en 1948
180.000 ha en 1971
190.000 ha aujourd'hui.

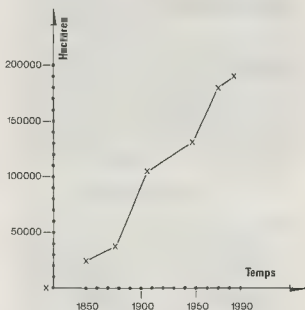


FIG. 1. — Croissance des superficies colonisées par *Pinus halepensis* depuis le siècle dernier.

Cette évolution est due prioritairement à l'abandon de très importantes surfaces de terres autrefois cultivées en zones marginales et de très nombreux parcours, qui a favorisé cette essence anémochore, à fertilité précoce, produisant de nombreuses graines, résistantes, à germination facile et peu exigeantes au niveau de leurs plantules (ABBAS, 1986 ; ABBAS, BARBERO, LOISEL, 1984).

L'incendie libre pour le pin d'Alep de très nombreux sites de régénération possible compte tenu de la présence quasi générale à proximité des zones brûlées de porte-graines et compte tenu aussi des avantages à la dissémination à partir de peuplements eux-mêmes très hétérogènes dans leur structure et leur architecture (IRABAUD, 1980 ; LEPART et ESCARRE, 1983).

Le pin l'Alep est ainsi au sens de VAN HULST (1978) une espèce de la sylvigénèse primaire (Fig. 2) :

- sa forte régénération, sa précocité reproductive et sa production en biomasse assurent sa réussite spatiale ;

- sa capacité à ajuster ces avantages aux ressources du milieu intervient aussi, ce qui explique sa présence dans diverses structures de végétation et sa tendance à coloniser des milieux trophiques très contrastés et eux-mêmes perturbés.

On peut donc conclure que le modèle expansionniste constitué par les forêts sclérophylles à pin d'Alep est adapté :

- par sélection géographique ou spatiale avec un fort pouvoir de dissémination ;

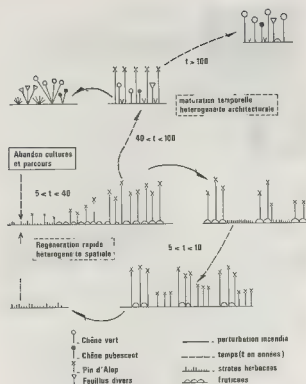


FIG. 2. — Le modèle expansionniste

— par sélection écologique avec ajustement des populations aux conditions trophiques et climatiques (ABBAS, 1986) ;

— par sélection sociologique en raison de sa précocité et de sa croissance rapide qui lui assurent une forte occupation du biovolume.

Ce modèle ne peut donc que bien s'ajuster aux perturbations catastrophes de type incendies (DÉMANGEOT, 1984)

Dans ce modèle expansionniste les espèces dominantes constituant les structures des sous-bois surtout lors des deux premières décennies après perturbation apparaissent plus comme des stratégies « r » adaptées à la contrainte majeure qu'aux conditions du milieu qu'elles investissent. Ces espèces sont, en règle générale dans les forêts de pin, très inflammables et très combustibles : *Rosmarinus*, *Cistus*, *Stachelina*, *Helichrysum*, *Lavandula*, *Stachys*, etc.

2.1.2. Le modèle de résistance (Fig. 3).

Il est représenté par des essences qui n'ont pas de bonnes aptitudes à la sélection spatiale : leur pouvoir de dissémination est donc extrêmement faible.

Les espèces et essences participant à ce modèle correspondent plutôt à des stratégies de type « K » à croissance plus lente que celles du précédent, à vie plus longue et à plus forte capacité de concurrence interspécifique. Elles participent ainsi de façon essentielle aux stades terminaux de l'évolution autogénétique des écosystèmes forestiers (RAMADE, 1984)

En fait, la situation est beaucoup moins simple que dans le cas précédent. Ce modèle a une double particularité :

— en l'absence de perturbation il participe dans le temps à la constitution des structures métastables (GODRON, 1984) comme le sont les pinèdes de pin d'Alep à sous-étage de chêne vert et de filaire. Il s'agit, dans la succession sylvénétique de stades de longue durée ne changeant qu'au-delà d'un seuil important de perturbation (coupes et chablis répétés par exemple). Ces stades s'organisent en fonction des forces s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème et qui contribuent à renforcer la compétitivité pour les plantes adaptées aux conditions écologiques particulières de ces structures. Dans les forêts de ce type seules quelques espèces se maintiennent en sous-bois et on assiste généralement à une diminution importante de la richesse spécifique globale des espèces végétales (BARBERO, BONIN, LOISEL, MIGLIORETTI, QUEZEL, 1987) par rétroaction densité négative des arbres dominants qui réduisent le rayonnement (PARRISH et BAZZAZ, 1982 ; GRIME, 1977).

Ces particularités assurent à l'écosystème à sclérophylles un bon moyen pour se défendre dans le temps contre les incendies en diminuant l'empreinte au sol des strates inférieures ; c'est le modèle de résistance par organisation.

— au contraire, après perturbations exogènes à l'écosystème, comme les feux, la possibilité existe pour ce modèle de résister et d'organiser alors suivant les stations et les conditions climatiques des séquences allogéniques régressives très différentes. Les nouveaux stades de résistance qui se mettent en place sont toujours beaucoup plus riches que ceux qui les précédaient dans la mesure où les perturbations ne se déroulent pas à des pas de temps rapprochés. Si par contre les incendies se répètent, l'écosystème initial est alors complète-

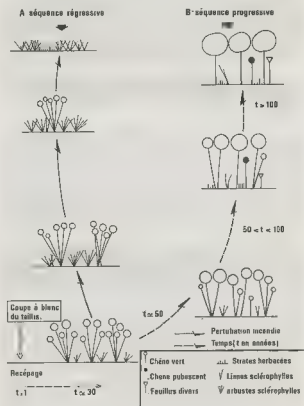


FIG. 3. — Le modèle de résistance

A : par défense (recépage rapide et forte hétérogénéité spatiale des zones perturbées) ;

B : par organisation (vitesse de dépressage liée à la fertilité ; faible hétérogénéité architecturale).

ment transformé en une suite de structures arbustives adaptées à la perturbation et souvent très pauvres floristiquement (peuplements à *Quercus coccifera* dominant par exemple).

Tout se passe comme si au cours des périodes historiques, les incendies répétés avaient contribué à sélectionner au niveau des écosystèmes préforestiers et forestiers méditerranéens à sclérophylles un lot d'espèces dont les stratégies adaptatives (BLONDEL, 1979) résulteraient de diverses interactions et réponses exogènes (adaptation à des sols fortement appauvris par le feu, où le stress hydrique est marqué) et endogènes (rejets de souche, recepage, protection des troncs, organes souterrains de réserves, graines à cuticules épaisses).

Parmi les arbres et les arbustes méditerranéens, plusieurs espèces sclérophylles sont dans ce cas, ce qui explique leur maintien dans le temps, dans les stations les plus perturbées par l'incendie, le pastoralisme et la coupe : chêne vert, chêne liège, chêne kermès, *Phillyrea* div. sp., *Rhamnus*, *Pistacia*, *Jasminum*.

Beaucoup d'écosystèmes à sclérophylles sont aussi des modèles de résistance par défense adaptés à des milieux trophiquement pauvres.

Ainsi le modèle de résistance est soumis à deux scénarios très différents :

- l'autogénie conduisant à l'organisation d'architectures, dégagées au sol, peu combustibles, bien défendues, typiques des forêts à sclérophylles en place depuis longtemps (modèle de résistance par organisation BARBERO et MIGLIORETTI, 1987).

- l'allogénie avec des structures spatiales très diversifiées en fonction des perturbations (modèle de résistance par défense).

- yeuseraies ouvertes avec divers arbustes préforestiers (*Rhamnus*, *Pistacia* div. sp., *Osyris* etc.)

- pinèdes héritées du modèle expansionniste et présentant en sous-bois des espèces du modèle de résistance.

2.1.3. Conclusions

On peut avancer la théorie selon laquelle beaucoup de structures et architectures préforestières à sclérophylles constituées autour des modèles expansionniste et de résistance doivent leur organisation à l'action des incendies lorsqu'ils se répètent à des pas de temps de quelques décennies.

Les structures qui se mettent en place sont constituées par des espèces de forte et rapide capacité d'occupation tant en densité qu'un biovolume.

Plusieurs stades de séquences postincendies présentent aussi des espèces dont les aptitudes colonisatrices montrent de fortes affinités dans leurs stratégies démographiques avec celles des stades initiaux des successions primaires et secondaires (densité importante, production rapide de biomasse, âge à la reproduction précoce, bonne protection vis-à-vis des facteurs exogènes).

Les espèces participant au modèle expansionniste et au modèle de résistance sont souvent des dominantes qui allouent fortement à la reproduction ou qui rejettent de souche qui croissent, dans les premières années suivant la perturbation, beaucoup plus vite que celles qui caractérisent les milieux forestiers en situation de meilleure protection par rapport aux fluctuations climatiques.

Dans le modèle de résistance, par rapport au modèle expansionniste, il y a une protection optimale contre la perturba-

tion par la constitution de structures et d'architectures caractéristiques qui sont en règle générale des forêts métastables.

- *Epipactido-Quercetum ilicis* Barbero et Loisel, 1983,
- *Pitaphero-Quercetum ilicis* Quezel et Barbero, 1986,
- *Querceto suberis-Genstemum linifoliae* Loisel, 1971,
- *Querceto suberis-Cytisetum monspessulanæ* Loisel, 1971.

Il s'agit d'ensembles à organisations verticale et horizontale relativement peu variables dans l'espace et à maturation temporelle extrêmement lente. Dans ces systèmes bien protégés des grands stress climatiques se rencontrent les espèces les moins inflammables des milieux méditerranéens : *Viburnum tinus*, *Phillyrea media*, *Arbutus undedo*, *Cytisus triflorus*, *Cytisus monspessulanus*. Les rétroactions densité-dépendantes négatives entraînent par effet d'ombre des blocages temporels plus ou moins longs de ces principaux stades de la sylvigénèse dont certains résultent de la maturation de forêts de pin à sous-étage de sclérophylles.

2.2. Le modèle de stabilisation (Fig. 4)

Comme le modèle de résistance, il réunit des ensembles de faible sélection géographique dont les espèces ont des pouvoirs de dissémination réduits, tant en ce qui concerne les moyens propres de graines que les faibles capacités de résistance de leurs plantules. De plus, l'adaptation au stress climatique (Sécheresse) de leurs principaux constituants est fortement diminuée. Par contre, ces écosystèmes forestiers constitués de taillis et de futaies, où dominent les essences à feuillage caduc, sont protégés de façon optimale des contraintes externes (ODUM, 1969 ; MARGALEF, 1963).

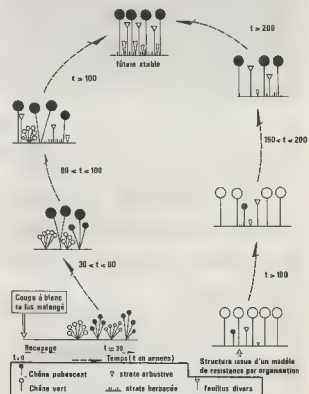


FIG. 4. — Le modèle de stabilisation

Géographiquement ces systèmes sont préférentiellement localisés aux sols profonds à bon bilan hydrique. Ils correspondent aux chênaies pubescentes méditerranéennes qui sont généralement issues de la conversion temporelle en futaie sur souche de taillis purs ou mélangés à chêne vert et à chêne pubescent. Ces chênaies pubescentes méditerranéennes structurées autour d'espèces peu inflammables peuvent aussi, dans le temps, remplacer progressivement de vieilles futaies de chêne vert à la mort des spécimens les plus âgés. Il s'ensuit alors, dans les clairières, un démarrage d'essences en attente telles que *Sorbus*, *Acer*, *Quercus pubescens*. La chênaie pubescente lentement s'installe et on retrouve là une succession cyclique à pas de temps très long (LEPART et ESCARRE, 1983) aboutissant à l'arrivée dans un écosystème forestier de résistance des espèces du modèle de stabilisation. L'offre énergétique plus grande liée à une meilleure pénétration du rayonnement lumineux dans les forêts caducifoliées entraîne l'installation dans toutes les strates de l'écosystème d'espèces moins inflammables.

De telles évaluations prospectives sur le devenir de nombreuses chênaies vertes cadrent parfaitement avec les études historiques, tant palynologiques que pédoanthracologiques, et avec les modèles écodynamométriques mis au point par MIGLIORETTI (1987) pour les forêts mélangées. En effet, dans les taillis à chêne vert et à chêne pubescent, ce dernier a une meilleure croissance en diamètre et en hauteur. Une modélisation temporelle de l'incrément toujours positif du chêne blanc par rapport au chêne vert, conduit à imaginer une évolution possible de ces formations vers une chênaie à strate arborescente majeure de *Quercus pubescens* et mineure de *Quercus ilex*.

On retrouve donc dans ces écosystèmes protecteurs évolutifs sur des pas de temps très long, une sylvigénèse par paliers de dominance décrits par HOFF (1978) et dont le concept a été utilisé aussi pour les stades initiaux des successions par HOUSSARD, ESCARRE et ROMANE, (1980) et par ESCARRE, HOUSSARD et DEBUSSCHE (1983).

Un tel constat conduit naturellement à penser que les zones à sclérophylles et leurs modèles de résistance ne seraient donc que des structures intermédiaires d'une sylvigénèse très étalée dans le temps et qui, en l'absence de fortes perturbations exogènes, conduirait, du moins en région méditerranéenne

française, à la mise en place de structures et d'architecture n'ayant rien à voir avec celles qui sont aujourd'hui observables dans la plupart des forêts mésoméditerranéennes. Malgré les fortes critiques de WHITTAKER (1970), la théorie organismique résiste donc bien.

3 — OCCUPATION SPATIALE ET DIVERSITÉ DE FORÊTS SCLÉROPHYLLS

L'espace forestier méditerranéen est donc aujourd'hui un assemblage extrêmement hétérogène de structures où les modèles stabilisés sont très minoritaires.

La plupart des écosystèmes forestiers appartiennent au modèle expansionniste. Ce sont des écosystèmes de jeune sylvigénèse occupant les milieux perturbés par les incendies et en permanence soumis aux contraintes de la perturbation et à un stress climatique régulier (systèmes du non équilibre). Ce sont aussi des structures du modèle de résistance souvent héritées de systèmes forestiers initiaux stabilisés, mais adaptés aussi aux stress climatiques (stratégies adaptatives du chêne vert, MAJIDIEH, 1987) et à la perturbation par les mécanismes de recépage des souches permettant une occupation spatiale par rejets, d'autant plus forte que le stress écologique est fort (BARBERO et MIGLIORETTI, 1987). Au contraire, dans les stations de bonnes potentialités, l'atténuation du stress se traduit par une forte croissance et par une faible émission de rejets par les espèces constitutives. La production végétale dans les stations en zones non perturbées est prévisible et des tables de croissance ont été proposées pour les taillis (MIGLIORETTI, 1987) ; par contre l'évaluation des effets des incendies sur la production réelle des écosystèmes de substitution reste plus aléatoire et imprévisible puisque la réponse de la végétation est ajustée sur l'intensité des perturbations et sur les caractéristiques écologiques stationnelles très hétérogènes des milieux méditerranéens.

En ce qui concerne la diversité floristique (Tab. II), les études effectuées par BARBERO, BONIN, LOISEL, MIGLIORETTI et QUEZEL (1987) sur des parcelles de forêts sclérophylles à chêne vert et à pin d'Alep, non perturbées par les incendies, montrent que la sylvigénèse se développe par

TABLEAU II

Évolution temporelle des structures de la séquence de *Quercus ilex* vers la chênaie pubescente méditerranéenne

	Cocciferaie à chêne vert <i>Cocciferetum</i>	Ourllets à types lianoïdes <i>Clematido- Pistacietum</i>	Structures préforestières <i>Viburno-Quercetum Quercetum ilecis</i>	Structures métastables <i>Epipactido- Quercetum ilecis</i>	Structure stabilisée <i>Lathyro-Quercetum pubescentis</i>
Richesse et diversité floristique	f	F	M	f	F
Durée de la structure	F	M	M	F	F
Fertilité	f	f	M	M	F

(f) : faible, (M) : moyenne, (F) : forte ou longue.

paliers. Si au pas de vingt années on n'observe pas de modification de la dominance de l'essence majeure, on constate par contre que spatialement les structures évoluent par installation progressive d'espèces qui ne se combinent pas de la même façon que dans des stations de même fertilité ayant subi des perturbations par incendies. Cela traduit un certain caractère aléatoire de la sylvinésie qui tend malgré tout et toujours vers plus de stabilité (Fig. n°4).

A chaque palier de la succession certaines espèces régressent et d'autres apparaissent. Dans toutes les situations hétérogènes, en transition ou en écotone, la richesse spécifique est forte ; puis elle diminue. La situation est en tous points identique à celle résultant de perturbations par incendies qui contribuent à augmenter la richesse et la diversité floristiques globales (BARBÉRO et MIGLIORETTI, 1987).

4 — RECHERCHE ET GESTION

Les recherches sur les structures et architectures sont absolument indispensables pour appréhender les problèmes de gestion raisonnée :

- les suivis d'évolution des structures par télédétection constituent en amont une base indispensable de la prévention notamment en orientant les choix et les prévisions (MANIERE, 1987).

Les manipulations et les expérimentations sur les ensembles structuraux sont aussi fondamentales :

- on doit aussi privilégier les modèles de résistance en activant comme c'est le cas dans les pinèdes à sous-étages de sclérophylles, leur dynamisme et leur transformation ;

- on doit aussi agir par des méthodes de gestion sylvicole douces qui permettent de maîtriser par des opérations de dépressage ou par des conversions au pas de temps approprié, les risques de recépage arbutifs ;

- on doit intervenir au niveau des modèles expansionnistes typiques en pratiquant des éclaircies dans les peuplements de l'essence dominante et en organisant des élagages ;

- on doit pratiquer, l'enlèvement des espèces les plus inflammables en engageant un débroussaillage sélectif et non pas total qui favorise les stratégies « r » plus inflammables.

Ces méthodes sylvicoles directes sont complétées par des interventions d'autres types comme la réintroduction du parcours dans la forêt (sylvopastoralisme) ou encore les petits feux couvrants à la règle qui visent à un retour aux stades initiaux des successions en créant une coupure entre l'arbre et ses sous-strates.

5 — CONCLUSIONS

Il apparaît donc que les études sur les structures et les architectures des écosystèmes forestiers à sclérophylles et leur hétérogénéité spatiotemporelle sont le passage obligé pour engager une politique raisonnée de gestion en vue de parvenir à une prévention efficace des incendies.

Les modèles décrits permettent de caractériser les écosystèmes méditerranéens forestiers en fonction de leurs aptitudes à résister aux perturbations. La connaissance de la biologie des populations des essences majeures est capitale pour comprendre comment s'organisent les principaux peuplements dans l'espace en fonction des caractéristiques écologiques stationnelles et dans le temps en fonction de la dynamique des associations végétales. Il en est ainsi de l'apti-

tude des essences majeures à s'adapter au stress soit par rejet de souche, soit par production d'un nombre important de semences résistantes dont les plantules se maintiennent sur tous les substrats

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAS H., 1986. — Contribution à l'étude de l'aménagement des forêts de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill) dans le Sud-Est méditerranéen français. Thèse Doctorat d'État, 1-254, annexes 1-52.
- ABBAS H., BARBERO M. et LOISEL R., 1984. — Réflexions sur le dynamisme actuel de la régénération du pin d'Alep en région méditerranéenne dans les pinèdes incendiées de Provence calcaire (de 1973 à 1979). *Ecologia mediterranea*, X, 3-4 : 85-104.
- ABBAS H., BARBERO M., LOISEL R., QUEZEL P., 1985. — Les forêts de pin d'Alep dans le Sud-Est méditerranéen français. Analyses écodendrométriques. *Forêt méditerranéenne*, VII, 1 : 35-42.
- ABBAS H., BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P., 1986. — Les forêts de pin d'Alep dans le Sud-Est méditerranéen français. Analyses écodendrométriques. *Forêt méditerranéenne*, VIII, 1 : 2-45.
- AMOURIC H., 1985. — Les incendies de forêt autrefois. *DATAR (M.I.P.A.E.N.M.)*, 1-25.
- BARBERO M. et LOISEL R., 1983. — Les chênaies vertes du Sud-Est de la France méditerranéenne. Valeurs phytosociologiques, dynamiques et potentielles. *Phytocoenologia*, 11, 2 : 229-244.
- BARBERO M. et MIGLIORETTI F., 1987. — Étude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements de taillis de chêne vert et de chêne pubescent en situation pure et mixte. *Bull. Ecol.*, XVIII, 11-34.
- BARBERO M., BONIN G., LOISEL R., MIGLIORETTI F. et QUEZEL P., 1987. — Incidences des incendies sur les structures et architectures des écosystèmes méditerranéens. *Coll. Fern. Gien*, 27/28.03.87.
- BLONDEL J., 1979. — Biogéographie et écologie. Masson, 1-173.
- DELABRAZE P., 1985. — Bases biologiques et physiques de la prévention des incendies de forêt. *CNRS, Edit. ARÉN*, 1-16.
- DEMANGEOT J., 1984. — Les milieux naturels du globe. Masson, 1-230.
- ESCARRE J., HOUSSARD C. et DEBUSSCHE M., 1983. — Évolution de la végétation et du sol après abandon culturel en région méditerranéenne : étude de succession dans les garrigues du Montpellicans (France). *Oecol. Plant.*, 4, 18-3 : 221-239.
- GODRON M., 1984. — Abrégé d'écologie de la végétation terrestre. Masson, 1-197.
- GRECO, 1986. — Plaquette GRECO 13043. Écologie des forêts méditerranéennes. Rapport d'examen 84-86 : 1-148.
- GRIME J. P., 1977. — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Ann. Bot.*, 1982 : 1169-1194.
- HOFF M., 1978. — Succession et sylvinésie dans deux serres de végétation en Alsace. Thèse 3ème cycle, Strasbourg : 1-128.
- HOUSSARD C., ESCARRE J. et ROMANE F., 1980. — Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio*, 43 : 59-72.
- LEPART J. et ESCARRE J., 1983. — La succession végétale, mécanismes et modèles. Analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14, 3 : 133-178.
- LOISEL R., 1971. — Serres de végétation propres en Provence aux massifs des Maures et de l'Estérel (Ripisylvies exclues). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118 : 203-206.

- MADJIDIEH GHASSEMI H., 1987. — Caractéristiques biométriques et optiques du chêne vert, (*Quercus ilex* L. (s.l.)) dans différentes situations écologiques du Sud-Est méditerranéen français (Var). Thèse Doct. Etat, Université Aix-Marseille III, 1-196, et annexes.
- MANIERE R., 1986. — Télédétection spatiale et aéroportée et systèmes d'informations géographiques sur l'Environnement. Principes généraux et exemples d'application. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III, 1-260.
- MARGALEF R., 1963. — On certain unifying principles in ecology. *Ann. Nat.*, 97 : 357-374.
- MIGLIORETTI F. n 1987. — Écologie et dendrométrie des peuplements purs et mélangés de chêne vert (*Quercus ilex* L.) et chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) en Provence. Bases méthodologiques, modèles de croissance et de production. Thèse Doct. Etat, Université Aix-Marseille III, 1-292.
- MIGLIORETTI F. et BARBERO M., 1984. — Étude comparée de la densité des peuplements de chêne vert en relation avec leur composition floristique : application à la Forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var). *Ecologia Mediterranea*, X (1-2) : 205-230.
- ODUM (E.P.), 1969 — The strategy of ecosystem development. *Science*, 164 : 262-270.
- FARRISH J.A.D. et BAZZAZ F.A., 1982. — Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. *J. Ecol.*, 70 : 233-248.
- QUEZEL P. et BARBERO M., 1986. — A propos des forêts de *Quercus ilex* dans les Cévennes. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 38 : 101-117.
- RAMADE F., 1984. — Éléments d'écologie. Écologie fondamentale MC GRAW Hill, 1-397.
- SIMBERLOFF D.S., 1980. — A succession of paradigms in ecology essentielles to materialism and probabilism. *Synthese*, 42 : 3-39.
- TRABAUD L., 1980. — Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. Thèse d'Etat, Univ. Sc. Tech. Languedoc, Montpellier : 1-174.
- VAN HULST R., 1979. — On the dynamics of vegetation : Markov chains as models of succession. *Vegetatio*, 40, 1 : 2-14.
- VIGNES P., 1980. — Relation entre la surface prospectée et le nombre d'espèces végétales dans les peuplements naturels. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archeol. Toulon*, 32 : 102-119.
- WHITTAKER R.H., 1953. — A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.*, 23 : 41-78.
- WHITTAKER R.H., 1970. — Communities and ecosystems. The Macmillan co, 1-162.

ÉTUDES STRUCTURALES ET DYNAMIQUES SUR DES ÉCOSYSTÈMES DE TOURBIÈRES ACIDES I — DYNAMIQUE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ET HYDROLOGIE D'UNE TOURBIÈRE DE L'ÉTAGE MONTAGNARD DU MASSIF CENTRAL*

par Ph. JULVE (1), J. BRUNHES (2), C. MIOUZE (3)

MOTS-CLÉS : Tourbière acide - Microclimatologie - Hydrologie
- Groupements végétaux.

KEY-WORDS : Peat bog - Microclimatologie - Hydrology - Vegetal
groupements

RÉSUMÉ (Travail original)

Les auteurs ont engagé une étude pluridisciplinaire des tourbières acides du Massif central français. Dans ce premier article ils présentent la tourbière de Chambedaze où se déroule la majeure partie des recherches.

Des sondages et des carottages permettent de retracer l'histoire de cette tourbière dont le lac se soulève en même temps qu'il se comble. Par ailleurs les cendres volcaniques qui ont par deux fois recouvert le site semblent actuellement jouer le rôle de couche drainante profonde. L'eau de surface se déminéralise et s'acidifie depuis les sources périphériques jusqu'au haut-marais terminal.

Les successions primaires progressives de la végétation d'une tourbière montagnarde représentative sont décrites de manière fonctionnelle et sont intégrées dans un modèle à valeur plus générale. Les différents complexes de végétation sont analysés floristiquement et écologiquement et sont replacés dans le cadre de leurs liaisons dynamiques. Une carte des complexes de groupements végétaux illustre le texte.

Les tourbières à sphagnum présentent une végétation organisée en complexes : mosaïques, superpositions, zonations. Cet agencement résulte d'une évolution dynamique autogène à partir d'un plan d'eau, d'une source ou d'une zone mal drainée. Si les conditions hydrologiques et climatiques le permettent, cette évolution conduit, au cours de successions végétales ordonnées à la création de biotopes originaux et sélectifs utilisés par des communautés d'arthropodes spécifiques.

Un ensemble d'études, coordonnées par le laboratoire d'Écologie Appliquée de l'Université de Clermont-Ferrand, a été entrepris avec pour objectif de caractériser ces diffé-

SUMMARY (Original scientific paper)

*Studies on structure and dynamics of acid peat-bog ecosystems.
I. Dynamics of vegetation and hydrology in a peat-bog
in the French Massif central*

The authors have engaged upon a pluridisciplinary study of acid peat-bogs in the French Massif central. In this first article they present the Chambedaze peat-bog where the major part of their research has been carried out.

Probing and test-borings allow the authors to trace the history of the peat-bog whose lake rises and at the same time fills itself up. Moreover, volcanic ashes, which has covered the site on two occasions, presently appears to be acting as a deep drainage layer. Surface water is demineralised and becomes acidic from the peripheral springs towards the terminal raised bog.

The progressive primary successions of a mountain bog vegetation are functionally described and are integrated in a more generalized model. The different vegetation complexes are floristically and ecologically analysed and placed in the frame of their dynamical connections. A map of vegetation communities complexes is joined.

rentes communautés, de mettre en évidence les liaisons qui peuvent exister entre elles et les groupements végétaux et enfin de souligner les éventuels parallélismes entre les phénomènes successionnels affectant producteurs primaires, secondaires et prédateurs. Les résultats obtenus seront présentés en une suite d'articles que débute cette présentation des deux tourbières étudiées.

Plus globalement, ce programme de recherche vise, à partir de l'étude de deux tourbières représentatives, à l'élaboration de modèles transposables à d'autres tourbières de la région paléarctique. Un réseau de collaboration oeuvrant d'ores et déjà à la définition d'une méthodologie commune permettra de procéder aux vérifications indispensables.

L'intérêt majeur s'est porté sur la tourbière de Chambedaze (Massif central) qui est la plus diversifiée et la mieux conservée des tourbières de l'étage montagnard en Auvergne. Le complexe tourbeux de la Barthe a par ailleurs été choisi pour la relative simplicité de ses groupements et pour son

(1) Station Internationale de Phytosociologie, Haendres — 59270 BAILLEUL.

(2) Ecologie Appliquée, Université B. Pascal, B.O. 45 — 63170 AUBIÈRE.

(3) Centre d'Études Techniques Équipements, 8-10 rue B. Pascal, B.P. 11 — 63014 CLERMONT-FERRAND.

* Reçu le 11 novembre 1987, version révisée acceptée le 10 juin 1988.

accessibilité ; nous y avons installé une station météorologique automatique.

PRÉSENTATION DE LA TOURBIÈRE DE CHAMBEDAZE

I — LE SITE ET SON HISTOIRE

La tourbière de Chambedaze, où nous avons effectué l'essentiel de notre étude, est située dans le Massif central (coordonnées Lambert : 642 est et 349,4 nord), au sud-est du Massif du Sancy, sur la bordure ouest du vaste manteau de laves basaltiques qui forme le plateau du Cézallier.

Ce plateau, doucement vallonné en son centre, mais profondément entaillé sur ses bords, a une altitude moyenne de 1200 mètres.

La cuvette de surcreusement glaciaire dans laquelle s'est développée la tourbière mesure une cinquantaine d'hectares ; elle est bordée au nord et au sud-est par deux édifices volcaniques anciens.

Le comblement du site (GUENET, 1986) a commencé au Dryas ancien (13000 ans BP) par des dépôts d'argiles ; l'ac-

tivité turfigène semble avoir débuté vers 11.000 ans BP, à l'Allerod et au Bölling. Elle se poursuit actuellement, et le lac primitif n'occupe plus que 6 à 7 hectares. Le fonctionnement de la tourbière a été perturbé par deux explosions volcaniques proches, dont les projections ont entièrement, mais inégalement, recouvert le site.

A Chambedaze, des sondages selon les transects AB et CD (Fig. 1 et 2) ont en effet révélé la présence de telles projections dont l'épaisseur varie de 2 à 60 centimètres et qui ont été mises en place au cours de l'Atlantique (GUENET, 1986) entre 6500 ans et 5800 ans BP. Ces cendres grossières proviennent d'abord du Montcineyre, distant de 2,5 kilomètres, qui a fonctionné vers 6500 ans BP, puis du Pavin, distant de 6 kilomètres, qui était actif vers 5800 ans BP (JUVIGNE & GILLOT, 1986). Ces projections volcaniques ont ainsi par deux fois submergé l'ensemble du site, encadrant une période de sept à huit siècles pendant laquelle l'activité turfigène a été faible. L'essentiel de ces deux séries de projections se rencontre actuellement à une profondeur qui varie entre -1,90 et -7,50 mètres

En ce qui concerne l'histoire de la tourbière, cette couche de cendres nous renseigne de façon très précise sur le profil topographique du site au moment des explosions et sur l'activité turfigène qui a suivi cet événement.

Ces pluies de cendres nous montrent ainsi qu'au moment où elles se sont mises en place le lac avait sensiblement la

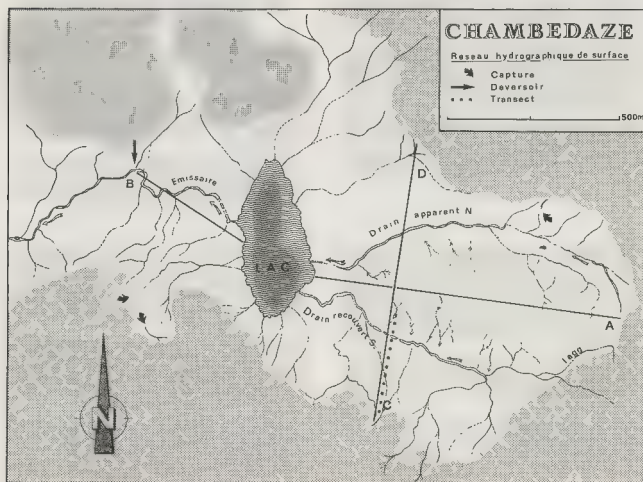


FIG. 1. — Circulation superficielle de l'eau sur la tourbière de Chambedaze. Réseau drainant naturel.

forme d'un croissant dont les deux cornes remontaient dans deux dépressions situées à l'aplomb des deux canaux drainants actuels et entouraient une zone de hauts-fonds, peut-être même une île ou une presqu'île (Fig. 2). La nature de la tourbe accumulée sous ces cendres indique que l'activité turfigène antérieure à l'épisode éruptif était essentiellement due à des groupements minérotrophes. Il est possible que quelques groupements plus oligotrophes aient été également recouverts et enfoncés profondément au fond du lac sous le manteau de cendres, ainsi que le montre un carottage effectué par GUENET (1986).

Après la phase minérotrophe qui a suivi cette éruption volcanique, les groupements oligotrophes générateurs de tourbe claire ont été très actifs. Ils ont progressivement comblé les deux « cornes » du lac primitif et réduit la partie la plus profonde du lac à sa superficie et son volume actuels (7 hectares, et 2,5 mètres de profondeur).

Cependant, en même temps que les bas-marais très turfigènes comblaient le lac, l'émissaire voyait son écoulement freiné par l'invasion des groupements pionniers. Son fond se soulevait progressivement, si bien que le lac se situe actuellement à 1,15 mètre au-dessus de son déversoir. Ce soulèvement du niveau du lac a contribué à entretenir des groupements de croissance qui, sinon, auraient rapidement évolué vers les stades de repos (haut-marais terminal). Ce double mouvement de comblement du lac et de surélévation de son niveau est toujours d'actualité. D'importants radeaux d'hydrophytes se développent en effet dans la partie est du lac, alors qu'un bourrelet de groupements pionniers minérotrophes s'avance sur le plan d'eau, abritant derrière lui des groupements de bas-marais très turfigènes.

Le fond du lac est actuellement occupé par une boue organique qui reste très meuble sur plus de 7,5 mètres, mais qui arrête le lest de la sonde à une profondeur de 2,5 mètres.

II — QUELQUES ÉLÉMENTS D'HYDROLOGIE

1. CIRCULATION SUPERFICIELLE ET PROFONDE

Si on utilise les relevés pluviométriques effectués dans les trois stations météorologiques les plus proches (Picherande à l'ouest, Besse-en-Chandesse au nord, et Egliseneuve au sud) on peut estimer à 1400 mm/an les précipitations reçues par le site de Chambedaze. Celles-ci tombent essentiellement en hiver, de novembre à février, puis en mai et août.

Les eaux qui circulent sur ou dans cette tourbière de type « effluent bassin » (IVANOV, 1975), peuvent être classées en six groupes suivant leur vitesse et leur lieu de transit. On distinguera (INGRAM, 1983), (Fig. 1 et 2) :

- les eaux de ruissellement provenant du bassin versant (Qi).
- les eaux de ruissellement provenant du haut-marais (Qe).
- les eaux de source (Vi),

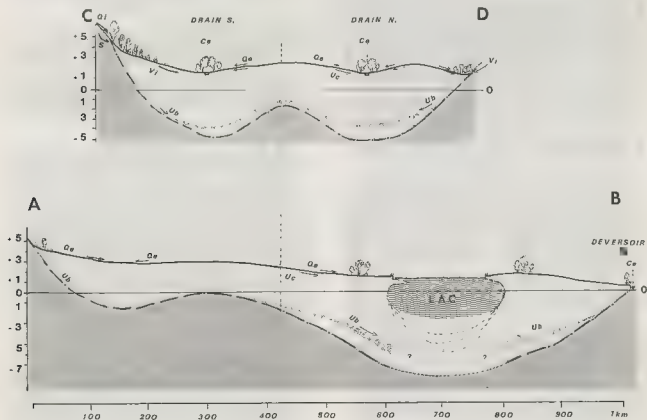


FIG 2 — Coupes longitudinale (AB) et transversale (CD) du lac-tourbière de Chambedaze. Réseau drainant profond (Uv) et de surface

— les eaux drainées par les couches superficielles de la tourbe (Uc),

— l'eau drainée en profondeur près du socle, et par les cendres volcaniques ou tephres (Ub),

— l'eau drainée par les pseudo-laggs (*) périphériques et les drains naturels (Ce).

Les eaux de ruissellement (Qi) ne se déversent dans la cuvette qu'à la fonte des neiges et pendant les fortes orages de l'été. Mais ces eaux ne pénètrent pas réellement dans la tourbière car elles sont rapidement captées par les pseudo-laggs périphériques qui se poursuivent par deux canaux drainants naturels aboutissant au lac. Cependant, en période de fonte des neiges, c'est une lame d'eau de plus de 30 cm d'épaisseur et de 2 à 5 mètres de large qui transite au-dessus des drains, dont les lits habituels sont totalement submergés. Il est à noter que pendant ces rares phases paroxysmiques, les hauts-marais terminaux restent à l'abri d'une submersion qui n'affecte que les bas-marais.

En dehors de ces périodes exceptionnelles, l'eau provenant du bassin versant arrive dans le site par de très nombreuses sources (Vi) qui apparaissent tout autour de la cuvette (Fig. 1). Les plus importantes de ces sources ne restent apparentes que sur quelques centaines de mètres ; le plus grand nombre d'entre elles disparaissent au bout de quelques dizaines de mètres, parfois beaucoup moins. Ces disparitions se font de trois façons distinctes : l'écoulement peut rester groupé dans un chenal que domine une mégaphorbiaie et des alignements de bouleaux et de saules, qui deviennent de plus en plus chétifs à mesure que le drain s'enfonce dans la tourbe en direction du lac puis disparaît. L'écoulement peut aussi se faire en nappe, donnant alors naissance à une mégaphorbiaie plus vaste, puis à une phragmitaie, et enfin à des groupements où dominent *Carex rostrata* puis *Carex lasiocarpa*. Dans des conditions un peu exceptionnelles, l'eau de source arrivant dans la tourbière disparaît brusquement dans un « aven » d'un mètre de profondeur qui est en rapport avec la couche de tephres dont la présence a été signalée ci-dessus. Trois de ces captures ont été repérées autour du site de Chambédaze (Fig. 1), et nous laissent penser, sans que nous en ayons la preuve formelle, que les couches de cendres volcaniques jouent un rôle important dans le drainage du site, accentuant ainsi les caractéristiques ombrotrophes de ce type de tourbière. Il est par ailleurs possible que cette circulation profonde au travers de cendres volcaniques modifie la composition chimique de l'eau qui arrive dans le lac par cette voie.

Les zones de haut-marais et tout particulièrement le haut-marais central sont ainsi, grâce à différents fraignages périphériques, totalement hors de portée des eaux minéralisées provenant du bassin versant. Les groupements végétaux des hauts-marais et les communautés animales qu'ils hébergent sont ainsi alimentés par des eaux d'origine strictement ombrogène, peu minéralisées et donc fortement et rapidement acidifiées.

Les pluies qui tombent sur les hauts-marais ne peuvent que très faiblement s'évacuer par percolation et diffusion latérale, car la tourbe compacte est un matériau imperméable (RICOUX, 1982). La majeure partie, sinon la totalité des précipitations, s'écoule donc par ruissellement au niveau des premiers centimètres de la tourbière (Qe) (IVANOV, 1975 ; UBGRAL, 1983 ; MIOUZE, 1986). Sur les photos aériennes, un réseau drainant de surface (schlenken) apparaît très nettement ; il découpe le haut-marais en une multitude de petites buttes séparées par des dépressions qui se remplissent en période de pluie, puis se vident les unes dans les autres, s'écoulant dans des « gouilles » de plus en plus larges, jusqu'aux drains naturels nord et sud.

Le haut-marais terminal offre ainsi à la faune une mosaïque de biotopes : les uns, qui participent au réseau drainant superficiel, sont gorgés d'eau pendant une bonne partie de l'année, les autres, en relief, ne sont alimentés directement que lors des précipitations.

2. CARACTÉRISTIQUES CHIMIQUES DE L'EAU DE SURFACE

Afin de préciser les caractéristiques physico-chimiques des gîtes larvaires des insectes étudiés, nous avons analysé les variations de la composition chimique de l'eau libre en surface le long d'un transect mentionné sur la coupe CD (Fig. 1 et 3). Ce transect débute près d'une source, et se termine sur un haut-marais terminal. Dans ce but, nous avons prélevé de l'eau libre tous les deux mois, depuis avril jusqu'à octobre, au niveau de la source et des cinq stations d'échantillonnage zoologique (Tableau 1 en annexe et Figs. 4 et 5)

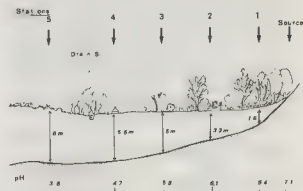


FIG. 3. — Situation des stations d'échantillonnage dans la tourbière de Chambédaze (variations du pH depuis la source jusqu'au bombardement central, évolution du couvert végétal et de l'épaisseur de tourbe).

À la source, l'eau apparaît peu minéralisée et son pH est toujours proche de la neutralité. À une dizaine de mètres de la source, dans la mégaphorbiaie qui se développe sur tourbe (station 1), le sol est en permanence gorgé d'eau ; la minéralisation y est plus élevée alors que le pH s'abaisse un peu.

Le long du transect, nous assistons ensuite à une baisse régulière du pH et des teneurs en Ca, Na, K et Mg. Dans la zone à *Carex rostrata* qui reste en permanence plus ou moins inondée (station 2), le pH oscille légèrement autour de 6, pour passer à 5,8 à la hauteur de la station 3 où domine *Carex lasiocarpa* et où les sphagnums font leur apparition. Dans le groupement ombrogène de croissance sur lequel nous avons placé nos pièges à émergences, l'eau n'apparaît plus que sporadiquement entre les buttes de sphagnums ; le pH s'abaisse à 4,7.

Le haut-marais sur lequel a été placée la station 5 est soumis à une alimentation hydrique strictement ombrogène. Ce type d'alimentation rend bien compte de la très faible minéralisation de l'eau de surface et de la facilité avec laquelle l'activité des sphagnums fait chuter le pH jusqu'à 3,8.

Par contre, les eaux du lac ont un pH neutre ou basique ($7 < \text{pH} < 9$), avec un taux de 4,00 ppm pour le calcium et de 2,99 ppm pour le sodium. Ces taux sont environ deux fois plus élevés que ceux de l'eau de source qui alimente la tourbière.

* Lagg (terme suédois) = Rand (terme allemand) : bordure déprimée entourant une tourbière bombée, servant de drain et formant transition entre un sol minéral et un sol tourbeux

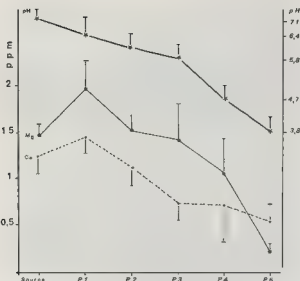


FIG. 4. — Évolution du pH, de la teneur en magnésium et en calcium de l'eau de surface le long du transect d'échantillonnage.

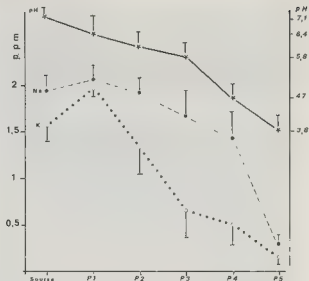


FIG. 5. — Évolution du pH, de la teneur en potassium et en sodium de l'eau de surface le long du transect d'échantillonnage.

III — DYNAMIQUE PRIMAIRE ET GROUPEMENTS VÉGÉTAUX REPRÉSENTÉS

La tourbière de Chambadaze est une tourbière topogène issue de la colonisation végétale, à partir de rives, d'un lac d'origine glaciaire, en climat montagnard (Pseudohochmoor — Shwingsrasen mit Restsee, BICK 1985).

1. DYNAMIQUE PRIMAIRE DES TOURBIÈRES DU TYPE DE CHAMBADAZE

La reconstitution de séries dynamiques en milieux tourbeux se heurte à certaines difficultés :

- nécessité de distinguer les successions liées au fonctionnement de la végétation (dynamique autogène) de celles liées à des influences externes (dynamique allogène), telles les variations climatiques historiques ou les influences anthropozoogènes (drainage, incendie, exploitation, ...) ;

- nécessité de distinguer, en présence d'observations synchroniques, ce qui peut évoquer une dynamique de ce qui peut résulter d'une simple juxtaposition en zonation stable, notamment le long du gradient «centre tourbière $\longleftrightarrow$ lagg».

- nécessité de distinguer, en présence d'observations synchroniques, ce qui peut évoquer une dynamique de ce qui peut résulter d'une simple juxtaposition en zonation stable, notamment le long du gradient «centre tourbière $\longleftrightarrow$ lagg».

De plus, la durée de persistance de certains stades et la méconnaissance des structures et mécanismes adaptatifs («attributs vitaux») de plusieurs plantes accentuent encore le caractère hypothétique de nombreux modèles issus de la bibliographie.

Enfin, l'échantillonnage sociologique est particulièrement délicat dans ces milieux, ce qui rend difficile les comparaisons bibliographiques dans l'espace (généralisation à l'échelle

européenne), mais aussi dans le temps pour les travaux anciens (affinement méthodologique sensible depuis une dizaine d'années).

L'application progressive des méthodes de l'approche synusiale intégrée (GILLET 1986a, 1986b, 1987, DE FOUCAULT 1986a, JULVE 1986, 1988a, 1988b), devrait permettre de renforcer considérablement les conclusions actuelles des phytosociologues en zones tourbeuses.

C'est cette conception, considérée comme un perfectionnement de l'approche sigmatiste classique, qui a été utilisée pour l'élaboration de la carte. On se reportera aux articles cités pour les détails techniques concernant la réalisation des relevés et la définition des unités.

D'une manière générale, et compte tenu des réserves ci-dessus, la dynamique primaire progressive des tourbières du type de Chambadaze s'opère en deux phases :

- une phase minérotrophe où l'alimentation hydrique et minérale des végétaux est assurée par les eaux phréatiques du lac issues de la collecte du bassin versant (sources, ruissellements). Dans cette phase, la colonisation suit le modèle linéaire (voir JULVE 1988a), les groupements végétaux étant agencés en ceintures concentriques. Les phanérogrames sont des herbacées héliophytes ou hémicryptophytes à pollinisation surtout anémophile et dissémination hydrochore ou barochore. A l'échelle européenne, le déterminisme de la variation des groupements végétaux est principalement édaphique, lié à l'hyrophilie et au niveau trophique (teneurs en azote et phosphore).

- une phase ombrotrophe où l'alimentation hydrique et minérale est essentiellement assurée par les eaux de pluie. Dans cette phase, la colonisation suit le modèle en taches (voir JULVE 1988a), les groupements végétaux étant agencés en mosaïque de stades évolutifs variés. Les phanérogrames sont, pour la plupart, des ligneux chaméphytes à pollinisation entomophile dominante et dissémination zoochore. A l'échelle holartique, le déterminisme de la variation des groupements phanérogramiques semble surtout climatique, les conditions édaphiques étant, pour ces stades, assez semblables sur l'ensemble de l'aire. Quelques espèces sont cepen-

dant typiques de ces groupements : *Vaccinium microcarpum*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre*, *Betula nana* en Europe boréo-continentale ; *Scirpus cespitosus* spp. *cespitosus*, *Vaccinium oxycoccos* en Europe moyenne ; *Erica tetralix*, *Erica ciliaris*, *Scirpus cespitosus* spp. *germanicus* en Europe océanique ; *Ledum groenlandicum*, *Kalmia angustifolia*, *Kalmia polifolia*, *Vaccinium macrocarpum* et *Chamaedaphne calyculata* en Amérique boréale.

Les bryophytes, quant à eux, se succèdent de manière continue au cours de ces deux phases et sont déterminées par l'hygrophilie et la teneur en cations échangeables du milieu, d'autant mieux corrélée au pH que l'on se rapproche des valeurs acides. Dans les tout derniers stades apparaissent des bryophytes de landes, et même des lichens, qui peuvent être d'autant plus abondants que le régime hydrique est plus perturbé. La figure 6 présente schématiquement la succession des principales sphaignes rencontrées à Chambédaze.

Il est à noter que les phanérophyles peuvent s'implanter à n'importe quel stade de la succession sous certaines conditions :

- en phase minérotrophe (*Betula pubescens*, *Betula carpatica*, divers *Salix* : *pentandra*, *lapponum*, *aurita*, *caprea*, et leurs hybrides), si la graine peut germer, ce qui exclut les stades intra-aquatiques, et si un certain mouvement de l'eau pallie l'asphyxie relative des racines. L'apport de fertilisants (nitrates, phosphates) peut avoir le même résultat car les anions sont susceptibles d'assurer les réactions oxydatives de la chaîne des cytochromes en donnant leurs électrons

- en phase ombrotrophe (*Pinus rotundata*), si la mycorhization des racines peut se faire, d'où la régénération en bouquets plus fréquents et la germination plus aisée des graines sur d'anciennes souches.

A l'étage planitiaire-collinéen, *Alnus glutinosa* dans la phase minérotrophe et *Pinus sylvestris* dans la phase ombrotrophe participent à la colonisation ligneuse d'autres types de tourbières.

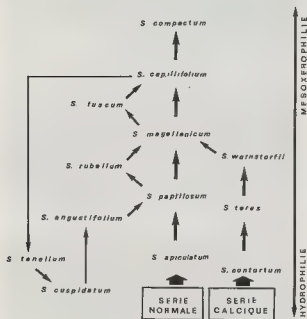


FIG. 6. — Successions dans deux séries, l'une calcique, l'autre « normale », des principales sphaignes présentes à Chambédaze

2. GROUPEMENTS VÉGÉTAUX OBSERVÉS À CHAMBEDAZE

Compte-tenu de l'échelle choisie et du but recherché, la carte de végétation (Fig. 7) ne représente pas systématiquement des phytocoenoses ou des synusies mais des complexes de groupements végétaux ; leur déterminisme écologique et leur structure architecturale et sociologique sont brièvement évoqués ci-après

PHASE AQUATIQUE

Elle est représentée par l'ensemble de hydrophytes intra-aquatiques et de surface qui concourent à la sédimentation de la gyttja de fond (boue organique). Cette phase aquatique est indépendante de la colonisation tourbeuse proprement dite. On distingue un groupement à *Elodea canadensis* et *Myriophyllum spicatum*, ainsi qu'un groupement à *Potamogeton natans* et *Nymphaea alba*. Le pH oscille entre 7 et 9 suivant les points du lac, les années, les saisons.

PHASE MINÉROTROPHE, BAS-MARAIS TREMBLANT

Elle est représentée par la succession en zonation de trois groupements végétaux minérotrophes et mésotrophes hydrophiles plus ou moins développés selon les endroits du lac. En suivant la colonisation progressive primaire, on reconnaît les stades suivants :

□ Stade 1

Le *Potentilla palustris-Equisetum fluviatilis* est une forme mésotrophe et montagnarde de l'association de STEFFEN (1931). Le pH oscille ici autour de 7. C'est le groupement le plus aquatique.

□ Stade 2

Le *Cicuto virosae-Caricetum rostratae*, où l'apiacée est peut-être représentée par la forme *angustifolia* (= *Cicuta tenuifolia* FROLICH), a un pH qui oscille autour de 6.5. Ce groupement est à distinguer de certaines cariçaies plus planitaires et plus eutrophes (*Caricetum rostrato-vesicariae*), et de groupements de cicatrissation de gouilles acides de grande taille ou de lagg pouvant également être dominés par *Carex rostrata*.

Il n'est guère possible de savoir si la population de *Carex paniculata* observée se rattache à cette association ou si elle constitue un groupement autonome : où s'arrête la multiplication végétative des individus et où commence la sociologie des espèces ?

□ Stade 3

Le *Caricetum diandro-lasiocarpeae*, est le premier groupement dans lequel on peut s'aventurer en bootes sans trop de risques. Le pH oscille autour de 6,0. Quelques ligneux (*Betula* cf. *pubescens*, *Salix lapponum*) peuvent commencer à s'y développer. C'est dans ce groupement qu'apparaît un synusie de

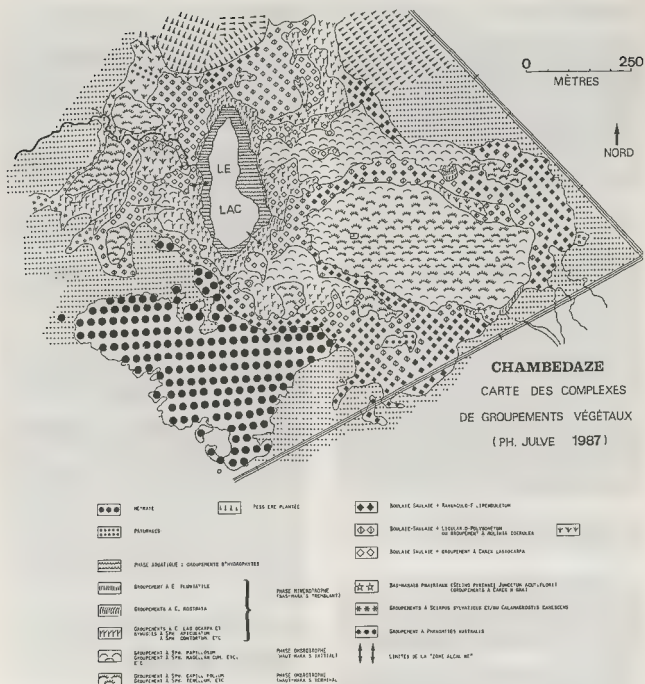


FIG. 7. — Carte des complexes de groupements végétaux présents à Chambedaze.

Sphagnum apiculatum (= *Sphagnum recurvum* var. *micronatum*) qui forme un tapis plat et continu dont le pH est compris entre 4,5 et 5,0.

PHASE OMBROTROPHE, HAUT-MARIS INITIAL
(«complexe de croissance» des auteurs germanophones)

Les groupements typiques sont ombrotrophes, oligotrophes et hygrophiles ; l'activité turfigène des sphaignes y est intense. On peut distinguer les stades suivants :

□ Stade 4

Dans la phytocoenose décrite précédemment, sur le tapis de *Sphagnum apiculatum*, vont apparaître des buttes à *Sphagnum papillosum*, suivant le modèle de colonisation en taches typique de la phase ombrotrophe. Le lacs de *Carex lasiocarpa*, qui s'enracine au contact de la nappe minérotrophe, persiste mais la plante est souvent stérile. Progressivement, les buttes confluent, s'élargissant pour former de grands matelas très turfigènes où le pH oscille entre 4,0 et 4,5. Les petits chaméphytes ombrotrophes (*Vaccinium oxycoccos*, *Andromeda polifolia*) s'installent sur les buttes. Si la synusie des buttes est typiquement ombrotrophe, la phytocoenose peut-être mixte, car elle résulte de l'assemblage de ces buttes et de la «trame» d'hélophytes minérotrophes.

□ Stade 5

Il concerne les buttes à *Sphagnum magellanicum* qui succèdent aux précédentes. Le milieu est en général un peu plus acide (pH voisin de 4,0) et franchement ombrotrophe. A la périphérie des complexes tourbeux ou dans les tourbières soligènes (de pente) il peut exister un «squelette herbacé minérotrophe» : il s'agit alors d'un autre type de phytocoenose mais comportant la même synusie muscinale (voir BICK 1985). Dans les formes initiales *Sphagnum rubellum* peut s'installer (il est aussi présent dans le stade 4) et *Sphagnum fuscum*, qui est beaucoup plus rare, peut apparaître dans les formes terminales. Alors que le stade 4 peut localement accueillir quelques bouleaux (*Betula carpatica*, *Betula cf. pubescens*), le stade 5 peut être colonisé par le pin (*Pinus rotundata*) mais ce n'est nullement obligatoire car les conditions d'implantation sont délicates (proximité des semenciers, nécessité d'une mycorrhization). Dans les deux cas, l'ombrage léger des arbres favorise l'installation de *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium myrtillus*, *Melampyrum pratense* spp. *paludosum* ; *Vaccinium vitis-idaea*, absent de Chambedaze, est par contre présent dans le Forez, le Jura, les Vosges, etc.

PHASE OMBROTROPHE, HAUT-MARAIS TERMINAL :
(«complexe de repos et complexe d'érosion» des auteurs germanophones)

Alors que le haut-marais initial possède comme phanérogames typiques *Carex pauciflora*, *Vaccinium oxycoccos*, *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, le haut-marais terminal présente une synusie phanérogamique surtout dominée par *Scirpus cespitosus* spp. *cespitosus*, *Eriophorum vaginatum*, *Calluna vulgaris*, et parfois *Deschampsia flexuosa* (*Eriophorum Scirpetum cespitosi*).

Les groupements typiques, c'est-à-dire non influencés par le ruissellement périphérique qui fait apparaître des espèces minérotrophes, sont toujours ombrotrophes mais moins hygrophiles. L'activité turfigène s'y ralentit et des processus d'érosion apparaissent. On peut distinguer :

□ Stade 6

Ce stade est représenté par les grosses buttes à *Sphagnum capillifolium* (= *nemoreum* = *acutifolium*) et *Dicranum bergei* dont la croissance en hauteur provoque l'assèchement apical. On a alors une relative minéralisation superficielle qui permet parfois l'installation d'espèces de landes caractéristiques du stade suivant. Le pH est inférieur à 4,0.

□ Stade 7

A ce stade apparaissent *Sphagnum compactum*, *Leucobryum glaucum*, *Pleurozium schreberi* et une synusie lichénique proche du «*Cladonietum mitti*» s.l. avec *Cladonia arbuscula*, *Cl. rangiferina*, *Cl. uncialis*, etc. Il est d'ailleurs probable qu'il existe plusieurs groupements lichéniques (voir RONDON 1980) liés à la tourbe nue, plus ou moins érodée, du haut-marais terminal. Le pH est autour de 3,5.

Divers facteurs climatiques, (fonte des neiges, orages d'automne succédant à une sécheresse estivale, vents violents, etc.), (voir BICK 1985), peuvent provoquer une érosion superficielle et une mise à nu de la tourbe qui permet l'apparition du groupement lichénique précité mais aussi de la synusie muscinale combinant *Telaranea setacea*, *Cephalosia convivens*, *Mylia anomala*, et *Odontoschisma sphagni*. La première de ces espèces n'a pas été observée à Chambedaze ; elle a par contre été trouvée dans la tourbière voisine de Montcinérey.

Cette érosion peut aussi être beaucoup plus intense, en particulier entre les buttes à *Sphagnum tenellum* ; elle provoque alors la formation de nombreux chenaux peu profonds dont la cicatrization est assurée par *Sphagnum tenellum* (pH de 3,5 à 4,0).

Enfin, si les chenaux plus profonds restent toujours en eau, ce sont *Sphagnum cuspidatum* et *Drepanocladus fluitans* (du *Drepanocladetum fluitans*) dont le pH oscille autour de 4,0 qui s'installent ; la recolonisation secondaire progressive vers le *Sphagnetum magellanicum* s'opérant alors par la transition d'une synusie muscinale à *Sphagnum angustifolium* (pH de 4,0 à 4,5).

Dans les fosses de tourbages de quelques mètres carrés, creusées dans le haut-marais terminal, la recolonisation suit la succession synusiale sphagnale indiquée ci-dessus. Il s'y adjoint une synusie phanérogamique à *Carex rostrata*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex curta*, etc., qui rappelle le groupement déjà étudié mais ne conserve que les espèces tolérant une oligotrophie et une forte acidité. Ces zones déprimées, qui jouent le rôle de réceptacle pour les eaux de fonte de neiges, justifient des synusies herbacées minérotrophes car elles reçoivent des eaux dystrophes chargées en acides organiques. Ces eaux se sont aussi minéralisées au cours de leur ruissellement par la collecte de cations. Il est à noter que les véritables lags de tourbières ombrogènes, qui reçoivent des eaux aux propriétés identiques hébergent des phytocoenoses assez semblables.

AUTRES GROUPEMENTS REMARQUABLES

□ Série calcique et psychrophile

Le schéma présenté ci-dessus (cf. Fig. 6) illustre la dynamique observée dans les parties nord et est du lac, à l'exclusion des phénomènes de contact avec le sol minéral qui seront décrits plus loin dans le cadre des groupements du «pseudo-lag».

Toutefois, pour des raisons non encore éclaircies, mais peut-être liées à l'influence du bassin versant, les parties sud-ouest du lac sont de nature plus alcaline (*). Il est possible que les importants névés qui se forment dans cette zone

* Il existe des systèmes encore plus alcalins, dans le Jura par exemple. ROYER et al. 1978, ROYER et al. 1980, GILLET et al. 1980, GILLET & GUENAT 1983, ROYER et al. 1979, BIDAULT 1982

tout particulièrement exposée au nord et abritée par une hêtraie génèrent des eaux plus froides qui permettent le développement de groupements typiques (RHUUIHJARVI 1960, HAVAS 1961, RYBNICEK 1974, GILLET 1982). La dynamique primaire que l'on y observe est homologue de celle déjà décrite mais avec des groupements différents.

Les différences éventuelles de la phase aquatique ne sont pas encore étudiées. En ce qui concerne la phase minérotophile, les stades 1 et 2 sont trop insuffisamment développés pour qu'il soit possible actuellement d'évaluer ressemblances et différences.

Le stade 3 est, par contre, bien représenté par un tremblant où domine *Carex lasiocarpa* (avec *Carex diandra*), mais ici le tapis plat de la synusie muscinale est formé de *Sphagnum contortum*; le pH est voisin de 6. Dans ce groupement, le piétinement dû au passage d'êtres humains ou de gros animaux provoque la formation de légères dépressions plus hygrophiles, en mosaïque dans le tremblant, où se développent *Carex limosa*, *Carex flava*, mais aussi *Scheuchzeria palustris*, et ceci bien que le pH reste toujours voisin de 6. De très nombreuses mousses caractéristiques accompagnent ces deux groupements et forment des synusies muscinales associées, sans qu'il soit toujours facile de préciser leur rattachement préférentiel au tremblant ou aux dépressions; on peut citer ainsi: *Scorpidium scorpioides*, *Drepanocladus vernicosus*, *Campyllum stellatum*, *Calliergon giganteum*, *Calliergon trifarium*, *Riccardia pinguis*, *Tomenkypnum nitens* et *Meesia triquetra*. Une végétation très proche de celle-ci a été reconnue dans le Jura par GILLET (1980).

C'est dans ce système que s'implantent, d'une manière analogue à celle décrite dans le Jura par GILLET (1982), des buttes à *Sphagnum teres* (variant du *Sphagnum papillosum*, stade 4 ombrotrophe) et à *Sphagnum warnstorffii* (variant de *Sphagnum rubellum*). L'évolution de ces buttes rejoint alors la série «principale» au niveau du stade 5 à *Sphagnum magellanicum*, suivi éventuellement d'un haut-marais terminal (Fig. 6).

□ Les zones périphériques

A la périphérie de la tourbière s'observe un pseudo-lagg. On ne parle en effet de lagg que dans le cas d'une tourbière ombrogène, formant de par sa croissance un bombement plus élevé que le paysage environnant. Dans ce cas, l'eau de gravité qui s'accumule dans le lagg ne peut provenir que du ruissellement superficiel sur la tourbière. A Chambadeze, qui est une tourbière d'origine topogène, les environs sont plus élevés que la tourbière et le pseudo-lagg reçoit essentiellement les eaux du bassin versant (ruissellement superficiel et sources). L'essentiel du pseudo-lagg est couvert d'un boisement plus ou moins lâche de bouleaux et de saules (*Salix aurita*, *Salix cf. caprea*). Sous ce boisement apparemment uniforme, se distinguent plusieurs synusies herbacées:

- à la sortie des sources se développe un groupement à *Chrysosplenium oppositifolium* sur sol minéral;

- la collecte des eaux abondantes issues des sources et du bassin versant entraîne la formation de véritables petits ruisseaux de un à deux mètres de large environ, dans lesquels la vitesse du courant peut facilement atteindre un mètre par seconde. Dans ces sols alimentés par de l'eau courante et oxygénée apparaît une mégaphorbiaie: le *Ranunculo acotifolium-filipendulatum* (voir JULVE 1983, BALATOVA-TU-LACKOVA & HUBL 1979, DE FOUCAULT 1986b). Celle-ci peut exister en conditions héliophiles et aussi bien sur tourbe que sur sol minéral. Elle forme une «galène» qui souligne de loin l'existence d'un ruisseau drainant. Habituel-

lement linéaire, elle peut devenir spatiale sur les pentes moins que d'importantes nappes d'eau s'écoulent en surface;

- lorsqu'on s'éloigne du ruisseau, et autour du groupement précédent, s'établit une autre mégaphorbiaie très particulière: le *Ligulario sibiricae-Polygonetum bistoriae*. Celle-ci nécessite des eaux plus stagnantes et un substrat tourbeux. Des espèces de bas-marais telles *Molina coerulesca*, *Dactylorhiza maialis*, *Valeriana dioica*, *Potentilla palustris*, *Viola palustris*, etc. s'associent alors aux espèces de la mégaphorbiaie précédente. Ce groupement est en général spatial et occupe la majorité du pseudo-lagg. On ne connaît pour l'instant que des formes hémiscaphiles sous boisement plus ou moins dense.

Dans certaines tourbières l'accumulation d'eau dans les lags ou pseudo-lags est tellement importante que l'on peut obtenir de petits «lacs» annulaires où une colonisation primaire progressive du type de celle déjà décrite à partir du lac de Chambadeze peut s'observer. On retrouve alors des groupements à *Carex lasiocarpa*, *Carex rostrata*, voire *Equisetum fluvatile*. Bien que très atténuée, une tendance vers ce phénomène peut s'observer à Chambadeze, en particulier à la périphérie sud de la principale zone de haut-marais terminal (cf. BRUNHES 1984).

Les courants d'eau provenant du bassin versant peuvent être par ailleurs si puissants à Chambadeze qu'ils réussissent à pénétrer sur la tourbière, suivant un cheminement qui parfois semble aléatoire. A la longue une érosion de la tourbe s'est ainsi produite provoquant la formation de canaux très profonds, aux parois verticales creusées dans la tourbe meuble. Les diverses phytocoenoses du pseudo-lagg pénétrèrent ainsi au cœur du complexe tourbeux principal en suivant ces profonds canaux drainants. Deux d'entre eux, les «drains» nord et sud, se rejoignent à travers la tourbière avant de disparaître dans la nappe phréatique du lac. Le ralentissement progressif du courant, dû en particulier au contact avec la nappe du lac qui s'étend sous les tremblants, est bien marqué par la disparition progressive du *Ranunculo acotifolium-filipendulatum*, puis le *Ligulario-Polygonetum* et par l'éclaircissement de la couverture de bouleaux le long des canaux.

BRÈVE PRÉSENTATION DE LA TOURBIÈRE DE LA BARTHE

Conjointement aux études conduites à Chambadeze nous avons effectué une série d'échantillonnages complémentaires sur la tourbière voisine de la Barthe. Cette tourbière a été choisie car ses groupements végétaux sont relativement simples et peu nombreux; elle est par ailleurs facile d'accès et son site convenait parfaitement à l'implantation d'une station météorologique automatique.

Cet ensemble tourbeux est situé sur un étroit plateau basalitique qui borde à l'est le massif du Sancy (cf. fig. 8). Sur ce plateau le réseau hydrographique hésite avant de diverger vers le nord (bassin de la Loire) ou vers le sud (bassin de la Garonne). Son altitude moyenne (1200 mètres) est la même que celle de Chambadeze dont il n'est distant que de 4 kilomètres.

Ce plateau gorgé d'eau et largement ouvert aux vents du nord a permis le développement de plusieurs aires tourbeuses topogènes ou soligènes qui ont aujourd'hui atteint sur la plus grande partie de leur surface la phase ombrotrophe du haut-marais terminal (stade 7 décrit ci-dessus). Cependant, quelques drains creusés dans l'espoir d'un assèchement de la tourbière ainsi que de rares fosses de tourbage ont permis l'installation de groupements de cicatrization particulièrement turfifères.

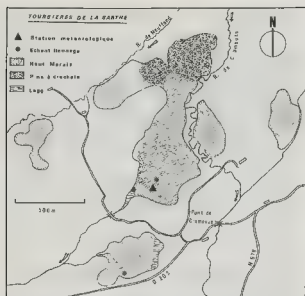


FIG. 8. — Carte de situation des principales tourbières de la Barthe et localisation des points d'échantillonnage de faune.

Autour de ces hauts-marais terminaux se sont établis des pseudo-laggs alimentés par l'eau de ruissellement en provenance des schlenken du haut-marais et du bassin versant périphérique. Comme à Chambedaze, ils sont colonisés par quelques bouleaux et quelques saules ; un *Ranunculo acrifolii-Filipendulatum* se développe sur les bords des ruisseaux drainants alors qu'un peu plus loin, les zones plus sèches et moins oxygénées sont occupées par le *Ligularia sibirica-Polygonetum bistortaie*.

Dans certains pseudo-laggs particulièrement inondés se rencontrent des groupements à *Carex lasiocarpa*, *Carex rostrata* et parfois *Equisetum fluviale*.

Il convient enfin de souligner que contrairement à ce que nous avons montré à Chambedaze ces tourbières ombrogènes ne sont entourées que par des groupements prairiaux de fauche qui n'établissent avec la tourbière que des écotones peu profonds.

Dans ces tourbières de la Barthe les échantillonnages de faune ont été effectués dans les trois groupements les mieux représentés : le haut-marais terminal, les groupements de cicatrissation et les pseudo-laggs périphériques (cf. Fig. 8).

DISCUSSION

L'étude structurale et dynamique des peuplements arthropodiques des tourbières acides que nous avons entreprise et dont nous exposerons les résultats dans les prochains articles a été conduite dans ces deux tourbières proches mais profondément différentes.

● La tourbière de Chambedaze s'est développée et se développe encore aujourd'hui, aux dépens d'un lac autour duquel s'observent des groupements concentriques. Par ailleurs, son bassin versant très vaste fournit une alimentation hydrique abondante qui permet à la fois le maintien des groupements occasionnels de type soligènes et la pénétration profonde à la faveur des drains de groupements minéro-trophes et oxyphiles

Enfin on soulignera que l'étendue du site autorise cette extrême variété ainsi que le développement de vastes peuplements végétaux caractéristiques et ordonnés.

On notera aussi que les écosystèmes périphériques (hêtraie climacique et prairies) ont établi avec la tourbière des écotones d'un grand intérêt écologique.

● La structure successionale phytosociologique de la tourbière de la Barthe est infiniment plus simple que celle de Chambedaze. Ces zones tourbeuses topogènes, soligènes ou ombrogènes ont toutes largement atteint le stade de haut-marais terminal et les groupements végétaux y sont peu nombreux. Par ailleurs, les écotones développés avec les écosystèmes périphériques, très anthropisés, sont plus brefs et d'un intérêt moindre.

La diversité de ces deux tourbières voisines devrait nous permettre la mise en évidence d'éventuelles connectivités des peuplements en présence sur ces sites ainsi que la définition des communautés les plus caractéristiques de l'écosystème tourbière.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRÉ J.P., 1981. — Structure morphologique des tourbières en relation avec leurs propriétés physiques. *P.H.M. - Revue Horticole*, 221.
- BALATOVA-TULACKOVA E. & HUBL E., 1979. — Beiträge zur Kenntnis von Feuchtwiesen und Hochstaudegesellschaften Nordost-Osterreichs. *Phytocoenologia*, 6 : 259-286.
- BICK H., 1985. — Die Moorvegetation der Zentralen Hochvogesen. *Dissert. Bota.* 91 : 1-288.
- BIDAULT M., 1982. — Les zones humides du secteur Frasn-Bonnevaux (Doubs). *Bull. Ecol.*, 13 (2) : 241-263.
- BRUNHES J., 1984. — Relations entre gîtes larvaires de quelques Diptères (Limoniides et Tipulides) et associations végétales des tourbières d'Auvergne. *Act. Biol. Mont.* 4 : 277-289.
- BRUNHES J., FRANCEZ A.J., MOLLET A.M. & VILLEPOUX O., 1982. — Étude botanique et zoologique du site de Chambedaze. *Université Clermont II. Rapport multigraphié*, 103 pp.
- BRUYANT C., 1913. — Les tourbières du Massif Mont-Dorien. *Ann. bul. lacustre*, 6, 339-391.
- CLEMENT B., 1986. — Structure et dynamique de deux populations de *Polytrichum commune* des landes et tourbières des Monts d'Arrée (Bretagne, France). II. Croissance et productivité. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 7, 115-133.
- FOULCAULT DE B., 1986. — Fractals, géomorphologie et phytosociologie fondamentale. *Coll. Phytosoc. XIII «végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 85-100.
- FOULCAULT DE B., 1986a. — La phytosociologie sigmatiste : une morpho-physique. p. 147. Lille.
- FOULCAULT DE B., 1986b. — Contribution à une étude systématique des prairies de l'Aubrac (Massif central français). *Doc. Phytosoc. N.S.X.* : 255-305.
- GILLET F., 1980. — La seigne des Cerneux-Gounnots. Un exemple original de tourbière jurassienne. *Bull. Soc. hist. nat. du Pays de Montbéliard* : 65-76.
- GILLET F., 1982. — L'alliance du Sphagno-Tormenthypnion dans le Jura. *Doc. Phytosoc. N.S.VI.* : 155-180.
- GILLET (P.), 1986. — Analyse concrète et théorique des relations à différents niveaux de perception phytocécologique entre végétation forestière et géomorphologie dans le Jura nord-occidental. *Coll. Phytosoc. XIII «Végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 101-132.

- GILLET (F.), 1986a. — Aperçu sur la végétation muscinale de la réserve de Remoray (Doubs). *Cah. Env., Études Rech. Ecol. comtoise* 2, p. 14.
- GILLET F., 1986b. — Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée. *Thèse, Besançon*, 604 pp. + 100 tabs.
- GILLET F., 1987 — Végétation muscinale et phytocoenoses de la réserve Valbois (Doubs). *Cah. Env., Études Rech. Ecol. comtoise* 3 (à paraître)
- GILLET F., 1985. — L'approche synusiale intégrée des phytocoenoses forestières Application aux forêts du Jura. *Coll. phytosociologie et Forêtserie*. Nancy 1985 (sous presse).
- GILLET F. et GUENAT A., 1983. — Étude phytosociologique du marais de Porcel. *Bull. Soc. Vaud. Sc. nat.*, vol. 76 : 257-279.
- GILLET (F.), ROYER (J.M.) et VADAM (J.C.), 1980. — Rapport concernant une étude monographique des tourbières du département du Doubs et du nord du département du Jura. 125-143. in *Étude pluridisciplinaire des zones humides formant le complexe de Frasne (Doubs)*. Univ. Franche-Comté.
- GOBAT J.M., 1984. — Écologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse. *Thèse Univ. Neuchâtel*, 255 p. + tab.
- GOBAT J.M., GROVERNIER Ph. et MATTHEY Y., 1986. — Les tourbières du Jura Suisse. *Soc. Jur. Emulation*, 1-315.
- GORE A.J.P., 1983. — Ecosystems of the world 4 A. Mires : Swamp, bog, fen and moor, general studies. *Elsevier scientific publishing company Amsterdam*, 440 pp.
- GUENET P., 1986. — Analyse pollinique de la tourbière de Chambedaze et recherches pollenanalytiques dans les Monts-Dores et le Cézailler, France. *Thèse Univ. Aix-Marseille*, 107 pp.
- HAYAS P., 1961. — Vegetation und ökologie der ostfinnische, Hangmoore. *Ann. Bot. Soc. Zool. Bot. Fenn. «Vanamo»*, 31 (2) 1-177.
- IVANOV K.E., 1975 — Vodoobmen v bolotnykh landschaftakh Gidrometeorizdat, Leningrad, 280 p. Water movement in Mirelands. Thomson (A.) et Ingram (H.A.P.) traducteurs. *Academic Press, London*, 277 pp. (1981).
- JVIGNE E. et GILOT O., 1986. — Ages et zones de dispersion de téphra émises par les volcans du Montcineyre et du lac Pavin (Massif central, France). *Z. d. Geol. Ges.*, 137 : 613-623.
- JULVE Ph., 1983. — Les groupements de prairies humides et de bas-marais : étude régionale et essai de synthèse à l'échelle de l'Europe occidentale. *Thèse 3ème cycle, Orsay*, 224 pp
- JULVE Ph., 1986. — Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc. XIII «Végétation et Géomorphologie»*, Bailleul 1985 : 65-84
- JULVE Ph., 1988a — Réflexion sur la structure et la dynamique des lisières forestières. Conséquences sur le synsystème. *Coll. Phytosociologie et Forêtserie*, Nancy 1985
- JULVE Ph., 1988b. — La classification des forêts planitaires-collinéennes, mésophiles, mésotrophes, de la moitié nord de la France : nouvelles orientations. *Coll. Phytosociologie et Forêtserie*, Nancy 1985
- LEGAY J.M., 1986 — Quelques réflexions à propos d'écologie : défense de l'indisciplinarité. *Acta Oecologica, Oecol. gener.* 7 (4), 391-398.
- LEMEF G., 1945. — Morphologie et végétation actuelle des tourbières d'Auvergne. *Rev. Sci. Nat. d'Auvergne*, 11 (3-4), 59-70
- MIOUZE C., 1985. — Étude hydrobiologique et hydrogéologique du site expérimental de la Barthe. *D.E.A. Science de l'Eau, Université Paris IV*, 88 pp.
- MOLLET A.M., FRANCEZ A.J., GILLET F. et SCHUMAKER R., 1985. — Contribution à la connaissance des tourbières d'Auvergne. Végétation et physico-chimie des sites de Chambedaze et de la Godivelle. *Rev. Sci. nat. Auvergne*, 51 : 51-59.
- MOORE J.J., 1975. — Glenamoy, Ireland. In Structure and function of tundra ecosystems. *Eco. Bull. Stockholm*, 20 : 321-343.
- REAL P., 1982 — Les caractéristiques des tourbières de la chaîne jurassienne. *Bull. Ecol.*, 13 (2) : 145-164.
- RONDON Y., 1979. — La végétation lichémique de trois tourbières franco-suisse. *Coll. Phytosoc. VII «La végétation des sols tourbeux»*, Lille 1978 : 287-294.
- ROYER J.M., VADAM J.C., GILLET F., AUMONIER J.P. et M.F., 1978. — Étude phytosociologique des tourbières acides et alcalines du Haut-Doubs. *Publications du CUER*, 2 Besançon 109-185.
- ROYER J.M., GALLANDAT J.D., GILLET F. et VADAM J.C., 1979. — Sur la présence de groupements relictuels d'affinités boréo-arctiques au niveau des marais tremblants (Scheuchzeria-talia) du Jura Franco-Suisse. *Doc. Phytosoc. N.S. IV*, Lille : 1081-1092.
- ROYER J.M., VADAM J.C., GILLET F., AUMONIER J.P. et M.P., 1980. — Étude phytosociologique des tourbières acides du Haut-Doubs. Réflexions sur leur régénération et leur genèse. *Coll. Phytosoc. VII «La végétation des sols tourbeux»*, Lille 1978 : 295-344.
- RUUHIJARVI R., 1960. — Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. *Ann. Bot. oc. «Vanamo»*, 31 (1) : 360 p. Helsinki
- RYBNICEK K., 1974 — Die Vegetation der Moore im südlichen Teil der Böhmisch-Mährischen Höhe. *Vegetace CSSR A6* : 243 pp.
- STEFFEN H., 1931. — Vegetationskunde von Ostpreussen. *Pflanzensoziologie A. Jena*.
- TOUFFET J., 1969. — Les Sphaignes du Massif armoricain. Recherches phytogéographiques et écologiques. *Thèses Université de Rennes*, n°91, 1-340
- TOUFFET J., 1982. — Contribution à l'étude des zones humides de Bretagne. *Bull. Ecol.*, 13, 329-338
- VANDEN BERGEN C., 1951. — Landes tourbeuses et tourbières bombées à Sphaignes de Belgique. *Bull. Soc. r. Bot. Belgique*, 84 : 157-225

ANNEXE

TABLEAU 1

Quelques caractéristiques physico-chimiques des biotopes au niveau des 5 points d'échantillonnage

Caractéristiques Physico-chimiques	Source	1	2	3	4	5
Epaisseur de tourbe (en mètres)	0	1,6	3,2	5,2	5,5	6
% de matière organique (matière sèche)	0	72,7	84,4	92,0	96,4	96,2
pH de l'eau	7,12	6,45	6,09	5,80	4,70	3,8
Teneur en calcium*	1,26	1,48	1,15	0,77	0,74	0,57
Teneur en magnésium*	1,49	1,98	1,53	1,41	1,17	0,22
Teneur en sodium*	1,95	2,04	1,93	1,67	1,44	0,40
Teneur en potassium*	1,59	1,97	1,32	0,65	0,52	0,14

* Spectrophotomètre à absorption atomique (valeurs en ppm)

PHYTOMASSE AÉRIENNE ET PRODUCTION PRIMAIRE DANS LA MANGROVE DU GRAND CUL-DE-SAC MARIN (Guadeloupe, Antilles françaises)*

par D. IMBERT

Laboratoire de Biologie et Physiologie végétales,
Université des Antilles et de la Guyane, B.P. 592 — 97167 POINTE-A-PITRE Cedex

et B. ROLLET

Office National des Forêts, Direction Régionale, Jardin botanique — 97100 BASSE-TERRE

MOTS-CLÉS : Mangrove - Palétuviers - Production primaire - Phytomasse - Litière.

KEY-WORDS : Mangrove vegetation - Primary production - Plant biomass - Litter fall

RÉSUMÉ (Travail original)

La biomasse aérienne des peuplements de la mangrove de Guadeloupe a été estimée à partir d'un échantillon de 55 arbres, pris parmi les 3 essences dominantes : *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*. L'application des équations de régression diamètre/biomasse à un inventaire forestier réalisé dans le secteur du Canal Perrin a permis de calculer la biomasse des peuplements au sein des principales ceintures de végétation. Les valeurs moyennes obtenues sont comprises entre 50 et 152 t/ha.

La production primaire a été abordée à travers l'étude de la production de litière et de l'accroissement de la biomasse sur pied durant deux années ; la production maximale a été obtenue pour la ceinture forestière interne avec 21 t/ha/an, dont 64 % sous forme de litière.

Ces résultats sont discutés et comparés aux données de la littérature. L'importante hétérogénéité structurale de la mangrove en Guadeloupe, ainsi que dans le reste de la Caraïbe et dans le Golfe du Mexique, est en grande partie responsable de la variabilité des résultats.

SUMMARY (Original scientific paper)

Above-ground biomass and primary production in the Grand Cul-de-sac Marin mangrove (Guadeloupe, French West-Indies)

Aerial biomass in several mangrove stands of Guadeloupe was estimated from a 55-tree sample of *Rhizophora mangle*, *Avicennia germinans* and *Laguncularia racemosa*. D b.h./biomass regressions applied to a forest inventory in the vicinity of the Canal Perrin were used to calculate forest biomass within the main vegetation belts. Mean values ranged from 50 t/ha to 152 t/ha.

A two-year study used litter production and standing crop increment measurements to estimate primary production ; the highest value, 21 t/ha/y with 64 % litter fall, was measured in the inner forest belt.

These results are discussed and compared with the available data for the region. The highly heterogeneous structure of mangrove vegetation in Guadeloupe, as in the other Caribbean areas and in the Gulf of Mexico, is largely responsible for the high variability in the results.

INTRODUCTION

Les mangroves des côtes atlantiques d'Afrique et d'Amérique sont souvent perçues comme des étendues naturelles sans intérêt économique, ou comme source de nuisances ; elles sont fréquemment détruites pour accroître les espaces cultivables ou permettre l'extension des infrastructures liées à l'urbanisation et à l'industrialisation de ces régions. Quelques travaux mettent cependant en évidence l'importance des mangroves dans la production animale et végétale des milieux estuariens et lagunaires des côtes tropicales (HEALD, 1971 ; ODUM, 1971 ; CARTER *et al.*, 1973). L'analyse quantitative et qualitative des flux de matière et d'énergie tributaires du développement de ces formations forestières littorales passe par l'évaluation de la biomasse végétale et de la production primaire en mangrove ; dans

cette perspective, plusieurs études, souvent très fragmentaires, ont été réalisées en Floride et Porto-Rico (COLLEY *et al.*, 1962 ; MILLER, 1972 ; LUGO & SNEDAKER, 1973 ; SNEDAKER & POOL, 1973 ; HICKS & BURNS, 1975 ; POOL *et al.*, 1975), à Panama et en Colombie (COLLEY *et al.*, 1969), en Thaïlande (SARMA, 1974), en Malaisie (SAKUMAR & LOI, 1983), en Polynésie (WOODROFFE, 1984), et en Australie (CLOUGH & ATTILLWILL, 1975 ; GOULTER & ALLAWAY, 1979 ; BUNT, 1982).

Les résultats que nous présentons apportent des éléments complémentaires dans la mesure où, à notre connaissance, aucun travail semblable n'a été entrepris dans les mangroves des Petites Antilles ; ils s'inscrivent par ailleurs dans une approche globale des structures, du fonctionnement et de la dynamique des formations végétales inondables du littoral de la Guadeloupe.

La mangrove de cet archipel est essentiellement située sur le pourtour du Grand Cul-de-Sac Marin, vaste lagon fermé

* Reçu le 23 mars 1988, version révisée acceptée le 15 juillet 1988

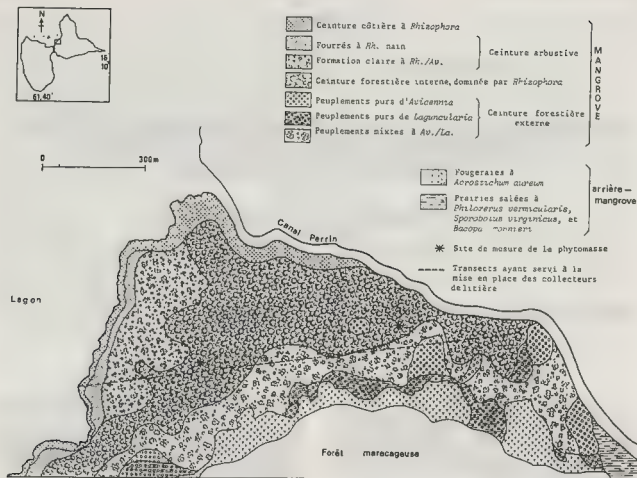


FIG. 1. — Types de végétation et localisation des principaux dispositifs expérimentaux dans le secteur du Canal Perrin

au Nord par une barrière récifale de 30 km de long. L'étude du milieu physique et l'écologie des principales espèces ont fait l'objet d'un premier travail (IMBERT, 1985). Cette mangrove présente l'originalité d'être asséchée dans sa quasi-totalité lorsque la saison sèche est bien marquée. Les variations spatiales et temporelles du régime hydrique des sols sont à l'origine de paysages particuliers : «étangs bois-secs», formations arbustives, sols nus en arrière-mangrove.

Les structures et la dynamique de la végétation ont été étudiées par LESCURE (1980), ROLLET & DEPERROIS (1983), et IMBERT (1985). IMBERT & PORTECOP (1986) ont analysé en détail la production de lièvre et abordé la phénologie des principales espèces. Nous envisageons ici l'étude de la phytomasse aérienne et de la production primaire. Les expérimentations ont été réalisées dans un secteur particulièrement représentatif de la mangrove du Grand Cul-de-Sac Marin, au Sud du Canal Perrin (Fig. 1).

1 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. PHYTOMASSE

1.1.1. Principe général

La détermination de la biomasse des peuplements forestiers s'effectue généralement à partir de la méthode développée par DUVIGNEAUD (1967) et NEWBOULD (1967). Un premier échantillonnage conduit à sélectionner un petit nombre d'arbres aussi représentatifs que possible du peuplement étudié et à les abattre pour en mesurer la biomasse. Des régressions entre le poids sec des arbres et une ou plusieurs de leurs dimensions sont ensuite établies. On peut alors estimer la biomasse d'un échantillon beaucoup plus grand après mesure des dimensions qui interviennent dans les régressions.

1.1.2. Phase destructive

Cinquante-cinq arbres ont été sélectionnés dans deux sites, au sein de la ceinture forestière interne, dominée par *Rhizo-*

phora mangle. Pour chaque espèce, le choix a été fait sur la base du diamètre à 1,30 m (D130), à raison de quatre ou cinq individus par classe de diamètre de 5 cm; on a évité de retenir des arbres trop mal conformés (écimés ou partiellement morts). Les arbres pour lesquels D130 était inférieur à 5 cm n'ont pas été retenus. Les trois principales espèces de la mangrove de Guadeloupe ont été ainsi échantillonnées :

- *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoracées) : 17 individus
- *Avicennia germinans* L. (Verbenacées) : 21 individus
- *Laguncularis racemosa* Gaertn. (Combretacées) : 17 individus

Après abattage, les caractéristiques suivantes ont été mesurées :

- Hauteur totale (Ht),
- Hauteur du fût (hauteur sous-houppier, Hf),
- Largeur du houppier (Dh),
- Hauteur du point d'insertion de la plus haute racine aérienne (Hr), pour *Rhizophora*
- Diamètre du fût et des grosses branches ($D \geq 7$ cm) à 1 mètre d'intervalle, depuis la base du tronc.

Chaque arbre a été pesé dans sa totalité à l'état frais, en distinguant cinq compartiments : le feuillage, les rameaux ($D < 2$ cm), les branches ($2 \leq D < 7$ cm), le « bois fort » ($D \geq 7$ cm), les racines aériennes (pour *Rhizophora*).

La détermination de la phytomasse souterraine n'a pas pu être envisagée dans le cadre de cette étude

Les fruits et les fleurs, peu abondants sur les arbres abattus, n'ont pas été pris en compte. Le « bois fort » a été débité en billons de 1 m de long, pesés séparément ; le poids du fût du plus gros arbre abattu (n°44) a dû être estimé, après détermination de sa densité à l'état frais et calcul de son volume, assimilé à celui d'un tronc de cône (la base du tronc, très évasée, a été pesée). La partie aérienne du système racinaire de *Rhizophora* a été subdivisée en deux fractions : les portions de racines situées juste au-dessus de la surface du sol, renflées et couvertes de lenticelles, ont été pesées séparément en raison de leur forte teneur en eau.

Pour chaque arbre, et pour chaque compartiment, des échantillons ont été prélevés et placés en étuve jusqu'à poids constant (trois jours à 105°C) ; ce qui concerne le bois fort, un disque de quelques centimètres d'épaisseur a été prélevé à l'extrémité proximale de chaque billon. La détermination du taux d'humidité de ces échantillons a permis de calculer ensuite la biomasse sèche des cinquante-cinq arbres, compartiment par compartiment

1.1.3. Calcul des équations de régression

La biomasse sèche des arbres abattus, totale ou partielle, a été reliée à une ou plusieurs dimensions des arbres, au moyen d'équations allométriques de la forme :

$$\log y = A \log x + B \quad (1)$$

ou encore :

$$y = Kx^A \quad (2), \quad \text{avec } B = \log K$$

où y représente la biomasse sèche, et x une variable définie à partir d'une ou plusieurs dimensions mesurées.

La linéarité des régressions logarithmiques établies d'après la relation (1) a été vérifiée par le calcul des coefficients de corrélation (r).

La biomasse des arbres non abattus a été déduite de (2), après calcul de A et B par la méthode des moindres carrés.

1.1.4. Application à l'ensemble des peuplements du secteur étudié

Grâce au réseau de placettes permanentes mis en place par l'Office National des Forêts dans ce même secteur (DEPEROIS & ROLLET, 1980), nous disposons d'un inventaire des arbres de diamètre supérieur ou égal à 5 cm concernant 82 placettes de 10×10 m, plus 3 placettes de 5×5 m situées en bordure du lagon. La biomasse à l'hectare des peuplements a été calculée en additionnant les poids secs déduits des régressions, et en rapportant le total à la surface inventoriée.

Pour la ceinture forestière interne (cf. Fig. 1), ce procédé a été comparé à la méthode usuelle basée sur le calcul de la biomasse de chaque classe, celle-ci étant obtenue en multipliant la biomasse correspondant au centre de la classe, par l'effectif de cette classe ; les contributions des espèces et des différents compartiments de végétation ont été mises en évidence

Une estimation de la biomasse des autres peuplements forestiers a été tentée en utilisant les régressions établies pour la ceinture forestière interne. Pour la plupart des peuplements de la ceinture externe, cette extension est justifiée par la conformité architecturale des arbres, vérifiée pour chaque espèce par l'étude de la distribution des diamètres (D130) en fonction de la hauteur totale (Ht).

Certains peuplements purs d'*Avicennia*, les peuplements mixtes de la ceinture arbustive, ainsi que la ceinture côtière, sont constitués d'arbres dont la hauteur totale est nettement inférieure à celle qui est donnée par le modèle Ht/D130 correspondant à la ceinture forestière interne. On peut cependant penser que la biomasse totale de ces arbres ne doit guère s'écarter de l'estimation obtenue à partir des régressions, dans la mesure où cet abaissement de la hauteur totale s'accompagne d'une augmentation remarquable des réitérations, pour *Avicennia*, et des ramifications basses pour *Rhizophora*.

La biomasse des fourrés à *Rhizophora*, dans la ceinture arbustive, a été envisagée à partir de 4 placettes de 16 m^2 dont la végétation a été récoltée puis pesée, en totalité.

1.2. PRODUCTION PRIMAIRE

1.2.1. Approche générale

Notre étude de la production végétale en mangrove concerne plus précisément la production primaire nette (au sens de DUVIGNEAUD, 1971). Selon une méthode devenue classique (KIRA *et al.*, 1967 ; DUVIGNEAUD, 1971), le calcul de la production primaire nette (PN) d'un peuplement forestier peut se résumer par l'équation :

$$PN = B + L + C + E$$

où

B = augmentation de la biomasse vivante du peuplement,

L = production de litière,

C = fraction de la biomasse consommée par les herbivores,

E = biomasse exportée (dans les peuplements exploités).

Dans des peuplements naturels peu ou pas exploités par l'homme (ce qui est, dans une certaine mesure, le cas de la

mangrove en Guadeloupe), les deux premiers termes de l'équation rendent compte de l'essentiel de la production primaire nette. Notre approche reposera donc sur l'étude de la production de litière et sur l'estimation de l'accroissement de la biomasse (à l'exclusion du système racinaire souterrain) ; les pertes dues à l'action des insectes défoliateurs ou xylophages, difficilement quantifiables, seront brièvement discutées.

1.2.2. Étude de la production de litière

● Dispositif expérimental

Trente-quatre collecteurs à litière ont été espacés régulièrement le long d'un transect de 1100 m (cf. Fig. 1) ; ce transect recoupe les principaux types de végétation du secteur. Quatre collecteurs supplémentaires ont été disposés le long d'un

deuxième transect, en bordure de mer, au sein de peuplements sous-échantillonnés par le dispositif initial

Les collecteurs sont constitués de cadres en bois de 1 m² d'ouverture, supportant des filets à maille fine (5 mm) ayant un « creux » d'environ 20 cm. Les cadres sont fixés sur des piquets en bois, à une cinquantaine de centimètres du sol, les filets étant ainsi maintenus au-dessus du niveau maximal d'inondation. Deux collecteurs, situés dans un peuplement arbustif de *Rhizophora*, n'ont qu'une ouverture de 0,25 m², la mise en place de collecteurs plus grands étant impossible à cause de la densité de la végétation.

● Récolte et traitement

La litière, récoltée toutes les deux semaines, était aussitôt triée au laboratoire, en distinguant le matériel ligneux (fragments d'écorce, rameaux et branches de diamètre inférieur à

TABEAU I

Caractéristiques dendrométriques et mesures du poids sec par compartiments, chez *Rhizophora* (17 arbres)

Le système racinaire aérien a été subdivisé en deux sous-compartiments en raison de l'augmentation de la teneur en eau dans les tissus au voisinage du sol (voir texte)

					POIDS SEC (kg)						
N°	D 130 (cm)	Ht (m)	Hf (m)	Dh (m)	Bois fort	Branches	Rameaux	Feuilles	Racines aériennes		TOTAL
									parties prox.	parties dist.	
7	6,6	9,5	5,4	2,3	0,0	10,6	3,8	2,7	3,1	1,6	21,8
8	7,3	9,3	4,3	2,2	0,5	8,1	2,9	3,7	2,5	0,9	18,6
4	7,4	8,7	6,0	2,8	1,8	10,0	3,8	3,9	2,1	1,3	22,9
5	9,6	10,3	4,5	2,5	12,7	8,2	6,1	5,0	4,0	3,6	39,6
2	9,7	10,5	4,9	2,9	17,8	13,9	6,3	5,3	10,8	6,8	60,9
48	10,7	12,6	4,0	2,4	20,5	9,5	9,0	3,6	9,4	4,0	56,0
56	11,5	13,7	7,2	2,5	30,1	7,8	10,0	5,4	21,3	3,8	78,4
50	12,2	14,5	8,1	2,5	41,1	5,6	7,8	3,5	18,0	6,6	82,6
9	12,4	14,1	6,9	4,2	46,8	4,3	24,3	25,1	14,9	9,1	124,5
11	14,0	12,1	3,8	5,2	56,3	27,5	22,2	16,1	15,6	20,0	157,5
52	15,7	15,6	7,2	4,0	76,6	21,2	14,6	9,4	33,9	16,4	172,1
3	16,4	13,6	7,0	5,0	73,8	23,3	14,8	11,4	37,0	12,8	173,1
54	17,9	13,3	6,7	4,0	87,9	19,1	13,1	6,9	52,0	9,1	188,1
55	19,7	13,0	7,5	4,0	120,3	15,2	14,3	6,6	44,8	12,8	214,1
53	20,1	13,8	7,5	5,0	137,1	22,2	23,2	11,4	61,2	21,3	276,4
47	22,3	15,1	8,1	6,0	207,9	56,2	33,8	22,7	146,5	64,4	531,5
51	23,2	16,0	7,6	5,5	139,0	50,8	26,7	14,9	90,5	31,2	353,1

2 cm) et, pour chaque espèce de palétuviers: feuilles, fruits(1), fleurs. Ce qui n'était pas d'origine végétale n'a pas été pris en compte. La détermination des poids secs a été effectuée après un passage en étuve de quatre jours, à 85°C.

1.2.3. Mesure de l'accroissement de la biomasse

La remesure du diamètre des arbres des placettes permanentes a permis d'effectuer une première estimation de l'accroissement de la biomasse sur pied; les accroissements au sein de la ceinture côtière ainsi que dans les peuplements arbustifs de *Rhizophora* n'ont pu être calculés, ces peuplements n'ayant pas été pris en compte lors du premier inventaire, en 1980.

La production a été calculée pour chaque espèce, ainsi que l'accroissement relatif, donné en % de la biomasse initiale. La variabilité inter-placette a également été calculée.

2 — RÉSULTATS

2.1. PHYTOMASSES AÉRIENNES TOTALES ET PARTIELLES

2.1.1. Analyse des mesures effectuées sur les arbres abattus

Les principales caractéristiques dendrométriques et les mesures pondérales effectuées sur les cinquante-cinq arbres abattus sont regroupées dans les tableaux I, II et III.

Pour chaque espèce, nous avons établi des régressions logarithmiques entre les phytomasses sèches (totales et partielles) et $D\ 130$ ou $D130^2 \times Ht$ (tableau IV).

TABLEAU II

Caractéristiques dendrométriques et mesures du poids sec par compartiment, chez *Avicennia* (21 arbres)

N°	D 130 (cm)	Ht (m)	Hf (m)	Dh (m)	Poids sec (kg)				
					Bois fort	Branches	Rameaux	Feuilles	TOTAL
34	6,7	8,7	4,2	2,0	2,5	8,0	0,7	1,0	12,2
17	6,9	8,3	3,2	2,0	2,9	5,9	0,8	0,4	10,0
19	8,1	9,1	6,0	2,6	10,6	8,1	3,0	2,0	23,7
23	8,7	9,9	6,5	2,6	12,6	5,6	3,1	1,5	22,8
16	9,0	9,6	5,0	2,7	14,7	5,2	3,3	1,2	24,4
42	11,7	14,7	8,2	2,6	42,3	9,8	3,5	1,8	57,4
6	13,9	12,8	7,1	2,7	52,8	7,1	5,0	2,2	67,1
12	14,3	11,4	3,5	2,9	52,7	4,7	3,3	1,8	62,5
20	15,5	13,6	7,4	4,8	78,7	9,9	10,2	4,2	103,0
45	15,9	16,3	10,3	3,5	127,1	12,3	4,4	3,4	147,2
40	18,1	14,3	8,8	3,5	79,8	11,5	6,3	4,8	102,4
36	18,8	14,1	6,3	4,5	116,7	24,7	7,3	5,6	154,3
15	20,4	15,5	9,5	4,5	185,2	16,7	8,7	5,0	215,6
24	20,8	11,6	8,7	5,0	168,1	21,3	16,6	7,3	213,3
33	23,6	18,1	5,3	6,0	309,0	30,7	12,2	8,5	360,4
13	25,0	16,6	9,8	3,5	252,9	34,1	12,5	14,1	313,6
14	26,4	16,1	8,5	4,5	309,3	31,5	24,8	8,3	373,9
49	27,2	15,2	5,5	6,0	371,2	42,6	20,6	12,8	447,2
29	27,3	16,1	7,4	8,0	321,8	29,7	15,1	10,0	375,5
10	28,1	16,2	6,7	3,6	359,0	40,2	8,1	8,7	416,0
44	40,7	15,3	6,6	9,7	1046,1	62,3	22,5	14,9	1145,8

(1) Les palétuviers sont des plantes qui manifestent une «viviparité» plus ou moins évidente. Aussi, chez *Rhizophora*, ce sont de véritables plantules qui se détachent de l'arbre à maturité, alors que chez *Avicennia* et *Sonneratia*, l'embryon ne se développe pas hors du fruit avant la chute de celui-ci. Par commodité, nous regroupons ici tous les organes ou porteurs d'organes recueillis dans les collecteurs et issus du développement de l'embryon et de l'ovaire, sous le vocable «fruits».

Il apparaît que les relations établies à partir de la combinaison des paramètres D130 et Ht ne sont guère meilleures que celles qui s'appuient uniquement sur D130. L'estimation du poids sec du bois fin (branches et rameaux) est toujours mieux corrélée à D130 qu'à $D130^2 \times Ht$. Pour *Laguncularia*, le bois fort est le seul compartiment pour lequel il soit préférable d'utiliser la régression faisant intervenir Ht.

En ce qui concerne les parties ligneuses les régressions présentent d'assez bonnes corrélations entre D130, ou $D130^2 \times Ht$, et le poids sec du bois fort ; il en va de même pour les racines aériennes de *Rhizophora*. Le poids du bois fin, en particulier des branches, présente une très grande variabilité. Les régressions concernant le poids total des parties ligneuses sont toujours nettement meilleures que celles qui se rapportent aux compartiments concernés, considérés séparément.

Pour *Rhizophora*, la biomasse du feuillage est assez mal corrélée à D130 ou $D130^2 \times Ht$ ($r = 0,72$). Une relation plus satisfaisante pour cette espèce a été trouvée en utilisant la largeur du houppier (Dh) plutôt que D130 (Tableau V). Pour *Rhizophora* et *Laguncularia*, la combinaison $D130^2 \times Dh$ donne de meilleurs résultats que D130 seul, ou $D130^2 \times Ht$.

établies à partir de $D130^2 \times Ht$, nous n'avons pas tenu compte de la hauteur des arbres pour estimer la biomasse des peuplements. Les mesures de diamètre utilisées sont celles de l'inventaire 1982.

● Ceinture forestière interne

La phytomasse aérienne totale a été calculée en additionnant pour chaque espèce les biomasses des arbres de diamètre supérieur ou égal à 5 cm, données par les régressions (tableau VI) ; elle est de 98,9 t/ha. On a par ailleurs comparé ces résultats avec ceux obtenus par estimation de la biomasse selon les classes de diamètre (pour chaque classe, la biomasse correspondant au diamètre médian est multiplié par l'effectif de la classe). L'erreur consécutive à l'utilisation de cette deuxième méthode varie beaucoup d'une classe à l'autre, et selon l'espèce considérée (de -7,6 % à +15,0 %). On remarque cependant que l'erreur sur le résultat global n'est que de 2,4 % ; elle provient d'une surestimation de la biomasse globale d'*Avicenna* et de *Laguncularia*.

La répartition de la phytomasse par compartiment de végétation et par espèce est résumée dans le tableau VII. *Rhizophora* fournit 48 % de la phytomasse totale ; les racines aériennes constituent environ le quart du poids sec chez cette espèce. La contribution de *Rhizophora* est équivalente à celle des deux autres espèces en ce qui concerne le bois fort ; elle est très supérieure pour le bois fin et plus encore pour le feuillage (respectivement 56 et 70 %).

2.1.2. Estimation de la biomasse des peuplements

Les régressions de D130 sur les phytomasses totales et partielles étant dans l'ensemble aussi satisfaisantes que celles

TABLEAU III

Caractéristiques dendrométriques et mesures du poids sec par compartiment, chez *Laguncularia* (17 arbres)

N°	D 130 (cm)	Ht (m)	Hf (m)	Dh (m)	Poids sec (kg)				
					Bois fort	Branches	Rameaux	Feuilles	Total
38	7,7	10,4	4,3	1,8	7,6	7,6	0,9	0,5	16,6
35	8,4	11,7	6,7	1,8	15,1	8,6	1,3	1,0	26,0
18	9,0	12,6	8,5	2,2	21,5	5,1	2,6	1,1	30,3
22	9,3	13,7	9,6	1,9	25,4	5,6	2,3	0,9	34,2
27	11,5	15,4	9,9		39,8	4,8	3,1	1,7	49,7
28	11,5	15,0	5,4	3,0	40,4	4,1	3,1	0,8	48,4
32	12,4	15,0	10,4	2,7	50,7	5,2	2,9	1,6	60,4
26	14,8	14,5	8,5	3,0	70,9	7,1	5,7	2,5	86,2
21	15,8	15,0	11,0	3,0	67,3	5,0	2,5	2,3	77,1
43	16,7	13,3	7,3	6,0	99,0	14,0	15,1	5,3	133,4
30	18,0	16,0	9,5	2,7	104,0	11,2	6,9	4,5	126,6
31	19,5	16,3	6,8	4,7	155,3	12,3	10,6	5,1	183,3
41	20,1	15,9	6,9	4,0	136,0	14,2	8,4	4,9	163,5
39	20,2	13,9	5,9	6,3	140,0	45,0	14,6	7,3	206,9
37	21,2	17,3	8,3	5,0	196,1	18,3	6,5	3,2	224,1
25	21,9	13,8	7,7	4,5	159,9	18,2	15,8	5,8	199,5
46	25,9	15,7	7,3	3,5	204,8	3,9	10,0	4,7	252,4

TABLEAU IV

Régressions logarithmiques de la phytomasse (y) sur le diamètre à 1,30 m (D_{130}), et sur le produit $D_{130}^2 \times H_t$
 y : phytomasse sèche, kg ; D_{130} : Diamètre, exprimé en cm ; H_t : hauteur totale, exprimée en cm $\times 10^{-3}$;
 A_1 et B_1 : paramètres de l'équation $\log y = A_1 \log D_{130} + B_1$; A_2 et B_2 : paramètres de l'équation $\log y = A_2 \log (D_{130}^2 \times H_t) + B$;
 r_1 et r_2 : coefficients de corrélation ; N : nombre d'arbres

Espèces	y	A ₁	B ₁	r ₁	A ₂	B ₂	r ₂	N
<i>Rhizophora</i>	Bois fort	4,0315	-3,0271	0,919	1,6774	-2,4263	0,937	16
	Bois fin	1,3931	-0,1250	0,876	0,5645	+0,1169	0,867	17
	— branches	1,2615	-0,2482	0,698	0,4920	+0,0159	0,663	17
	— rameaux	1,6775	-0,8242	0,897	0,6974	-0,5732	0,910	17
	Racines aériennes	2,9748	-1,8987	0,972	1,2254	-1,4272	0,976	17
	Total bois (sans racines aériennes)	2,4342	-0,8986	0,984	0,9998	-0,5060	0,985	17
	Total bois (avec racines aériennes)	2,5945	-0,9312	0,983	1,0634	-0,5039	0,985	17
	Feuilles	1,2477	-0,5218	0,718	0,5189	-0,3314	0,722	17
	Biomasse totale	2,4716	-0,7498	0,980	1,0157	-0,3525	0,983	17
<i>Avicennia</i>	Bois fort	3,2013	-2,0091	0,974	1,3089	-1,4441	0,989	21
	Bois fin	1,4354	-0,4060	0,938	0,5960	-0,1774	0,928	21
	— branches	1,3896	-0,5131	0,893	0,5668	-0,2681	21	
	— rameaux	1,7558	-1,3325	0,915	0,7226	-1,0414	0,0909	21
	Total bois	2,5664	-1,0789	0,992	1,0640	-0,6733	0,993	21
	Feuilles	1,8244	-1,6266	0,948	0,7547	-1,3340	0,947	21
<i>Laguncularia</i>	Biomasse totale	2,5367	-1,0259	0,992	1,0515	-0,6245	0,993	21
	Bois fort	2,5125	-1,1178	0,980	1,1249	-0,9881	0,989	17
	Bois fin	1,5855	-0,6492	0,834	0,6452	0,4180	0,780	17
	— Branches	1,4143	-0,6255	0,783	0,5845	-0,4313	0,728	16
	— rameaux	2,0796	-1,7149	0,916	1,2328	-2,2729	0,850	16
	Total bois	2,2447	-0,6999	0,989	0,9929	-0,5540	0,986	17
	Feuilles	2,0181	-1,9726	0,922	0,8777	-1,8043	0,904	17
<i>Laguncularia</i>	Biomasse totale	2,2390	-0,6803	0,989	0,9900	-0,5339	0,985	17

TABLEAU V

Régressions logarithmiques concernant la biomasse sèche
du feuillage (y) ; équation de la forme $\log y = A \log D_h + B$ (1)
ou $\log y = A \log (D_{130}^2 \times D_h) + B$ (2)
avec D_{130} : diamètre des troncs en cm ;
 D_h : diamètre des houppiers en 10^{-3} cm

ESPÈCES	A	B	r	N
<i>Rhizophora</i>	1,7826 0,4972	-0,1036 +0,4839	0,901 0,799	17 (1)
<i>Avicennia</i>	0,6602	-0,0759	0,945	21 (2)
<i>Laguncularia</i>	0,7025	-0,2133	0,936	16 (2)

TABLEAU VI

Estimation de la phytomasse pour la ceinture forestière interne, en tonnes de matière sèche ;
l'inventaire repose sur les arbres de diamètre ≥ 5 cm contenus dans 37 placettes de 100 m².

1 : somme des poids secs calculés pour chaque arbre, 2 : produit de la phytomasse correspondant au diamètre médian, par l'effectif de la classe

		5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	TOTAL	Biomasse par ha
<i>Rhizophora</i>	(1)	6,496	5,260	3,764	1,136	1,131	17,787	48,1
	(2)	6,004	5,031	4,203	1,173	1,284	17,695	47,8
	erreur (%)	-7,6	-4,3	+11,7	+3,3	+13,5	-0,5	
<i>Avicennia</i>	(1)	1,334	2,545	1,813	2,854	2,072	11,618	31,4
	(2)	1,500	2,398	3,083	3,043	2,110	12,134	32,8
	erreur (%)	+12,4	-5,8	+9,6	+6,6	+1,8	+4,4	
<i>Laguncularia</i>	(1)	3,726	1,318	0,882	1,269	—	7,195	19,4
	(2)	3,802	1,491	1,014	1,335	—	7,642	20,7
	erreur (%)	+2,0	+13,1	+15,0	+5,2		+6,2	
TOTAL	(1)	11,556	9,123	7,459	5,259	3,203	36,600	98,9
	(2)	11,306	8,920	8,300	5,551	3,394	37,471	101,3
	erreur (%)	-2,2	-2,2	+11,3	+5,6	+6,0	+2,4	

TABLEAU VII

Répartition de la phytomasse par compartiment de végétation et contribution des espèces (c.s. en %), au sein de la ceinture forestière interne

	<i>Rhizophora</i>			<i>Avicennia</i>			<i>Laguncularia</i>			Toutes espèces	
Compartiment	t/ha	%	c.s.	t/ha	%	c.s.	t/ha	%	c.s.	t/ha	%
Bois fort	16,3	34,3	30,1	23,2	74,6	42,8	14,7	73,5	27,1	54,2	55,0
Bois fin	14,6	30,7	56,1	6,7	21,5	25,8	4,7	23,5	18,1	26,0	26,4
Racines aériennes	12,4	26,1	100,0	—	—	0,0	—	—	0,0	12,4	12,6
Feuilles	4,2	8,9	70,0	1,2	3,9	20,0	0,6	3,0	10,0	6,0	6,1
TOTAL	47,5	100,0	48,2	31,1	100,0	31,5	20,0	100,0	20,3	98,6	100,0

TABLEAU VIII

Biomasse des peuplements au Sud du Canal Perrin ($D_{130} \geq 5$ cm)

* : la biomasse de ces peuplements concerne la totalité de la végétation

** : placettes de 25 m²

*** : placettes de 16 m²

	Bord de mer	Ceinture arbustive				Ceinture forestière interne				Ceinture forestière externe			
		fourrés		peuplements mixtes						peuplements mixtes		peupl. purs	
		Rh.	Rh*	Rh	Av.	Total	Rh.	Av.	La.	Total	Av.	La.	
Biomasse moyenne (t/ha)	152,3	47,3	30,4	25,9	56,3	18,1	31,4	19,4	98,9	17,8	33,1	50,9	52,8 72,0
Coefficient de variation (%)	74,5	45,7	89,8	111,2	67,5	78,2	118,8	156,2	52,0	80,9	33,5	47,7	42,0 49,4
Nombre de placettes	3**	4***	23	23	23	37	37	37	37	6	6	6	5 11

● Les autres peuplements

Les valeurs les plus faibles de la phytomasse, de l'ordre de 50 t/ha, concernent la mangrove arbustive et les peuplements de la ceinture forestière externe, à l'exception des formations monospécifiques à *Laguncularia*, qui ont une biomasse moyenne de 72 t/ha (tableau VIII) ; il faut remarquer que la biomasse des fourrés à *Rhizophora* concerne la totalité de la végétation, essentiellement constituée d'arbrisseaux de diamètre inférieur à 5 cm. Avec 152 t/ha, les peuplements du bord-de-mer présentent la plus importante biomasse.

Le calcul des coefficients de variation (rapport entre l'écart-type et la moyenne) indique que la variabilité inter-placette de la biomasse totale est toujours très élevée. Elle est maximale pour les peuplements mixtes de la ceinture arbustive et pour le bord-de-mer.

La variation des biomasses par espèces au sein des peuplements mixtes est toujours très supérieure à celle des biomasses totales (toutes espèces confondues) sauf pour la ceinture forestière externe, où la biomasse de *Laguncularia* présente une variabilité relativement faible.

2.2. MESURE DES ÉLÉMENTS DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

2.2.1. Production de litière

La chute de litière a été suivie durant deux années consécutives (juillet 81 à juillet 83). Le tableau IX indique la produc-

tion annuelle moyenne pour chaque ceinture de végétation et la proportion de feuilles, rameaux, fruits et fleurs dans la litière totale. Avec 13,44 t/ha/an de litière totale, la ceinture forestière interne (dominée par *Rhizophora*) présente la production la plus importante alors que les formations claires de la mangrove arbustive ne produisent que 3,75 t/ha/an de litière. La proportion de feuilles est comprise entre 75 % (ceinture forestière interne) et 96 % (mangrove arbustive). La production de fruits varie beaucoup selon le type de végétation : elle est maximale dans les peuplements du bord de mer et de la ceinture forestière interne.

La production de chaque espèce a été rapportée à la surface terrière (2) de l'espèce considérée, pour chaque type de végétation, afin de permettre la comparaison des productions spécifiques et le calcul de la production de litière dans d'autres secteurs (tableau X). Les surfaces terrières ont été calculées à partir de la mesure du diamètre à 1,30 m de tous les arbres situés à l'intérieur de placettes 10 × 10 m, centrées sur les collecteurs. On peut ainsi constater que dans les peuplements où *Rhizophora* et *Avicennia* coexistent, *Rhizophora* a une production relative de litière de feuilles très supérieure à celle d'*Avicennia*. Pour chacune de ces espèces, la production de litière est maximale dans la ceinture forestière interne.

2.2.2. Accroissement de la biomasse sur pied

Le suivi de l'accroissement du diamètre à 1,30 m (D130) porte sur une période allant de 772 à 996 jours, selon les placettes. Après calcul de la biomasse correspondant aux mesures effectuées en 1980 et 1982, les productions de chaque placette ont été ramenées à une période de 365 jours. Afin de

TABLEAU IX

Production annuelle de litière par ceinture de végétation (en t/ha/an)

	Ceinture côtière à <i>Rhizophora</i>	Ceinture arbustive		Ceinture forestière interne dominée par <i>Rhizophora</i>	Ceinture forestière externe	
		Fourrés à <i>Rhizophora</i> arb.	Formations basses claires à <i>Rh.-Av.</i>		Peuplements purs <i>Av.</i>	Peuplements purs <i>La.</i>
Feuilles	6,35 78 %	5,58 96 %	3,58 96 %	10,11 75 %	5,37 88 %	7,15 82 %
Fruits	1,42 18 %	néant	0,05 1 %	2,24 17 %	0,45 7 %	0,55 6 %
Fleurs	0,11 1 %	0,03 1 %	0,01 0 %	0,17 1 %	0,05 1 %	0,01 0 %
Rameaux	0,25 3 %	0,16 3 %	0,11 3 %	0,92 7 %	0,21 4 %	1,08 12 %
TOTAL	8,13 100 %	5,77 100 %	3,75 100 %	13,44 100 %	6,08 100 %	8,79 100 %

(2) La surface terrière est un paramètre fréquemment utilisé en production forestière ; il mesure la surface occupée par la projection verticale des sections de troncs d'arbres, prises à 1,30 m du sol, par hectare de forêt.

TABLEAU X

Production spécifique de litière relative à la surface terrière (kg/an/m² ± 1.). La surface terrière est exprimée en m²/ha, elle ne concerne que les arbres de diamètre ≥ 5 cm, sauf pour les fourrés à *Rhizophora* où l'ensemble de la végétation est pris en compte

	Ceinture cotière à <i>Rhizophora</i>	Ceinture arbustive			Ceinture forestière dominée par <i>Rhizophora</i>		Ceinture à <i>Avicennia</i> / <i>Laguncularia</i>	
		Fourrés Rh	Formations basses claires		Rh.	Av.	Av.	La.
			Rh.	Av.				
Surface terrière moyenne	22,58	23,35	6,23	7,00	13,87	9,60	23,05	21,30
Feuilles	281,2	139,0	372,7	179,8	509,2	317,1	233,0	320,2
Fruits	62,9	néant	3,2	4,3	110,7	158,8	19,5	24,9
Fleurs	4,9	1,3	0,8	0,7	10,9	2,5	2,2	0,2
Rameaux	11,1	6,9	8,3		39,2		9,1	42,9

TABLEAU XI

Production de matière organique vivante et accroissement annuel de la phytomasse dans les principaux types de végétation de la mangrove

	Ceinture arbustive Formations basses claires			Ceinture forestière interne				Ceinture forestière externe				
								Peuplements mixtes			Peupl. purs	
	Rh.	Av.	Toutes espèces conf.	Rh.	Av.	La.	Toutes espèces conf.	Av.	La.	toutes espèces conf.	Av.	La.
Production moyenne (t/ha/an)	2,02	0,89	2,57	5,70	1,70	2,19	7,71	0,87	1,90	2,77	1,48	4,32
Coefficient de variation (%)	81,6	144,9	70,0	104,9	80,0	181,3	77,1	50,6	77,9	67,5	110,8	76,9
Nombre de placettes	17	19	22	34	28	20	37	6	6	6	5	11
Accroissement moyen (%)	5,5	5,4	5,1	14,8	5,9	4,2	10,7	8,6	6,6	5,3	3,8	7,1

permettre la comparaison des productions spécifiques au sein de peuplements mixtes, ainsi que l'étude de l'influence du milieu sur la production d'une même espèce, les productions ont été rapportées à la biomasse initiale des peuplements (1980) ; on a pu calculer ainsi des accroissements annuels moyens de la phytomasse (tableau XI).

La ceinture forestière interne produit, en poids sec, 7,7 t/ha/an de matière végétale vivante (système racinaire

souterrain non compris), toutes espèces confondues. Les peuplements mixtes de la ceinture forestière externe et de la ceinture arbustive ont des productions moyennes semblables, respectivement 2,8 et 2,6 t/ha/an. A la périphérie de la mangrove, les formations monospécifiques d'*Avicennia* se montrent très peu productives (1,5 t/ha/an en moyenne), tandis que les peuplements purs de *Laguncularia* ont une production moyenne trois fois plus importante. On remarque que la variabilité de la production au sein de tous les peuplements est extrêmement élevée.

Les accroissements relatifs de la biomasse sont compris entre 4 % (peuplements purs d'*Avicennia*) et 15 % (peuplements de *Rhizophora* dans la ceinture forestière interne).

3 — DISCUSSION - CONCLUSIONS

Le tableau XII regroupe les données de la littérature concernant des mesures de biomasse aérienne effectuées dans des mangroves ayant une écologie semblable à celle de la Guadeloupe. On remarque un écart important entre les valeurs obtenues pour la mangrove arbustive en Guadeloupe et celle qui concerne la «scrub mangrove» de Floride; outre le fait que cette dernière mesure ne concerne qu'une seule placette d'étendue restreinte (3 × 3 m), il semble que la végétation basse étudiée par LUGO et SNEDAKER (1974) dans la mangrove de Ten Thousand Islands soit beaucoup plus clairsemée et rabougrie que elle du secteur du Canal Perrin. Le site étudié par GOLLEY *et al.* (1962) à Porto Rico, concerne une jeune peuplement, dont la plupart des individus ont un diamètre inférieur à 10 cm ; ceci paraît expliquer que la

phytomasse correspondante soit inférieure aux valeurs obtenues dans les autres formations de ce type, tant en Guadeloupe qu'en Floride.

Ces quelques résultats illustrent bien l'importante hétérogénéité structurale des peuplements dans les mangroves de Floride et de la Caraïbe, celles-ci se développant dans un environnement qui présente de grandes variations spatiales et temporelles.

La production primaire a pu être estimée pour les principaux types de végétation du secteur étudié (tableau XIII), système racinaire excepté. Elle culmine dans la ceinture forestière interne avec 21 t/ha/an de matière sèche, dont 64 % est produite sous forme de litière. L'augmentation de la biomasse sur pied des fourrés à *Rhizophora* est vraisemblablement extrêmement faible. LUGO et SNEDAKER (op. cit.) font remarquer que ces formations qui n'excèdent pas 1,5 m de haut peuvent être âgées de 40 ans. L'essentiel de leur production se retrouve donc dans la chute de litière, que l'on peut estimer à environ 95 % de la production totale.

TABLEAU XII

Biomasse aérienne dans quelques mangroves des Antilles et de Floride

	Type de végétation/Type de mangrove (d'après LUGO et SNEDAKER, 1974)			
	Bord de mer, Overwash	Mangrove arbustive/Schrub		Ceinture forestière interne/Fringo, riverine, basin
Espèce dominante	<i>Rh.</i>	<i>Rh.</i>	<i>Rh.-Av.</i>	<i>Rh.-Av.-La.</i>
Guadeloupe (1)	152 (*)	47	56(*)	99(*)
Porto-Rico (2) (GOLLEY <i>et al.</i> , 1962)	-			60(*)
Floride (3) (LUGO & SNEDAKER, 1974)	130, 120	8		86, 98, 118, 153, 174

1 : valeurs moyennes pour l'ensemble du secteur d'étude

2 : placette de 10 × 10 m

3 : placette de 3 × 3 m pour la mangrove arbustive

placettes de 5 × 5 m pour les autres types de mangrove

* : ne concerne que les arbres de diamètre supérieur à 5 cm

TABLEAU XIII

Production primaire au sein des principaux types de végétation de la mangrove du Grand Cul-de-Sac Marin, dans le secteur du Canal Perrin

	Ceinture arbustive		Ceinture forestière interne	Ceinture forestière externe	
	<i>Rh.</i>	<i>Rh.-Av.</i>	<i>Rh.-Av.-La.</i>	<i>Av.</i>	<i>La</i>
Production totale (t/ha/an)	6,1*	6,3	21,2	7,6	13,1
Contribution de la litière (%)	95*	59	64	80	67

* : valeurs estimées

Ces résultats ne tiennent cependant pas compte de la production due à l'accroissement des plantules et jeunes arbres de diamètre inférieur à 5 cm ni de la fraction consommée par les insectes phytophages, éléments particulièrement difficiles à appréhender. Selon J.F. CORNIC (1981), un coléoptère *Cerambycidae*, *Elaphidium excelsum*, est à l'origine des dégâts importants observés sur *Rhizophora mangle* dont les troncs et les racines aériennes sont souvent minés par les galeries creusées par cet insecte. Quelques mesures ponctuelles de la consommation du feuillage de *Rhizophora mangle* par les insectes défoliateurs indiquent des prélèvements allant de 0,3 à 1,2 % (IMBERT, non publié).

Très peu de données concernant la production primaire en mangrove sont disponibles. CLOUGH et ATTILLI (1981) rapportent les valeurs suivantes pour la production de bois : 3,0 t/ha/an pour *Rhizophora mangle* à Porto Rico, 20,0 t/ha/an pour *Rhizophora apiculata* en Thaïlande, 3,6 t/ha/an pour *Avicennia marina* en Australie, et 100 t/ha/an pour *Rhizophora mucronata* en Malaisie ! (Cette dernière valeur concerne probablement l'exploitation de plantations privées).

Les différences dans les méthodes utilisées et dans l'expression des résultats rendent les comparaisons très délicates ; en outre, les écarts de production pour une même espèce, entre peuplements d'un même secteur, sont souvent importants (cf. tableau XI). Notre étude montre également la grande variabilité des résultats au sein d'un même type de végétation. En ce qui concerne les peuplements étudiés, cette variabilité résulte de l'action souvent diffuse de diverses pressions écologiques accidentelles se superposant aux contraintes permanentes du milieu qui sont à l'origine des principaux types de végétation. L'impact des cyclones, fréquents dans la région Caraïbe, les modifications du régime hydrique des sols dues à la dynamique naturelle de la végétation (obstruction de canaux désaffectés) ou à l'intervention humaine (drainage, remblais), ainsi que les prélèvements de bois effectués par les riverains, sont autant de facteurs qui contribuent à accentuer l'hétérogénéité de cette végétation.

BIBLIOGRAPHIE

- BUNT J.S., 1982. — Studies of mangrove litter fall in tropical Australia. In : B.F. CLOUGH, ed., *Mangrove ecosystems in Australia*. Australian National University Press, Canberra, p. 223-238.
- CLOUGH J.F. & ATTILLI P.M., 1975. — Nutrient cycling in a community of *Avicennia marina* in a temperate region of Australia. In : G.E. WALSH, S.C. SNEDAKER & H.J. TEAS, ed., *Proceeding of the international symposium on biology and management of mangroves*. Inst. Food. Agric. Sci., Univ. of Florida, Gainesville, 1, p. 137-147.
- CLOUGH B.F. & ATTILLI P.M., 1982. — Primary productivity of mangroves. In : B.F. CLOUGH, ed., *Mangrove ecosystems in Australia*. Australian National University Press, Canberra, p. 213-222.
- CARTER M.R., BURNS L.A., CAVINDER T.R., DUGGER K.R., FLORE P.L., HICKS B.D., REVELLS H.L., SCHMIDT T.W. & FARLEY R., 1973. — Ecosystems analysis of the Big Cypress swamp and estuaries. United States Environmental Protection Authority, South Florida Ecological Study, Atlanta, Georgia.
- CORNIC J.F., 1981. — Un Coléoptère *Cerambycidae* ravageur du *Rhizophora mangle*. In : A. KERMARREC, ed., *Étude de la mangrove et de sa zone côtière en Guadeloupe*. Centre de Recherches Agronomiques des Antilles et de la Guyane (I.N.R.A.), p. 91.
- DEPERROIS Y. & ROLLET B., 1980. — Rapport d'activité sur la mangrove de Guadeloupe. O.N.F., Guadeloupe, 51 p. + annexes.
- DUVIGNEAUD P., 1967. — La productivité primaire des écosystèmes terrestres. In : M. LAMOTTE & F. BOURLIÈRE, éd., *Problèmes de productivité biologique*. Masson, Paris, p. 37-92.
- DUVIGNEAUD P., 1971. — Concepts sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. In : P. DUVIGNEAUD, éd., *Productivité des écosystèmes forestiers*. UNESCO, Paris, p. 111-136.
- GOLLEY F.B., ODUM H.T. & WILSON R.F., 1962. — The structure and metabolism of a Puerto-Rican red mangrove forest in May. *Ecology*, 43 (1), p. 9-19.
- GOLLEY F.B., McGINNIS J.T., CLEMENTS R.G., CHILO G.I. & DUEVER M.J., 1969. — The structure of tropical forests in Panama and Columbia. *Bioscience*, 19 (8), p. 693-696.
- GOULTER P.F.E. & ALLAWAY W.G., 1979. — Litter fall and decomposition in a mangrove stand, *Avicennia marina* Forsk. /Verh., in Middle Harbour, Sydney. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 30, p. 541-546.
- HEALD E., 1971. — The production of organic detritus in a south Florida estuary. *Univ. Miami Sea Grant Techn. Bull.*, 6, 110 p.
- HICKS D.B. & BURNS L.A., 1975. — Mangrove metabolic response to alterations of natural freshwater drainage to southwestern Florida estuaries. In : G.E. WALSH, S.C. SNEDAKER & H.J. TEAS, ed., *Proceeding of the international symposium on biology and management of mangroves*. Inst. Food. Agric. Sciences, Univ. of Florida, Gainesville, 1, p. 238-255.
- IMBERT D., 1985. — Organisation spatio-temporelle des communautés végétales dans la mangrove du Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe). Thèse, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 132 p. + annexes.
- IMBERT D. & PORTECOP J., 1986. — Étude de la production de litière dans la mangrove de Guadeloupe (Antilles Françaises). *Acta Oecol. / Oecol. Plant.*, 7 (21), 4, p. 379-396.
- KIRA T., OGAWA H., YODA K. & OGINO K., 1967. — Comparative ecological studies on the three main types of forest vegetation in Thailand.
- LESCURE J.P., 1980. — Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. *Acta. Oecol. / Oecol. Gener.*, 1 (3), p. 249-265.
- LUGO A.E. & SNEDAKERS S.C., 1973. — Properties of a mangrove forest in south Florida. In : SNEDAKER & A.E. LUGO, ed., *The role of mangrove ecosystems in the maintenance of environmental quality and a high productivity of desirable fisheries*. Center for Aquatic Sciences, Univ. of Florida, Gainesville, B, p. 1-87.
- LUGO A.E. & SNEDAKER S.D., 1974. — The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5, p. 39-64.
- MILLER (Ph. C.), 1972. — Bioclimate, leaf temperature, and primary production in red mangrove canopies, in south Florida. *Ecology*, 53 (1), p. 22-44.
- NEWBOULD P.J., 1967. — Methods for estimating the primary production of forest. *Inst. Biol. Progr. Handbook*, 2, Blackwell, 62 p.
- ODUM W.E., 1971. — Pathways of energy flow in a south Florida estuary. *Sea Grant Tech. Bull.*, 7, Univ. of Miami, 162 p.
- POOL D.J., LUGO A.E. & SNEDAKER S.C., 1975. — Litter production in mangrove forests of southwestern Florida and Puerto-Rico. In : G.E. WALSH, S.C. SNEDAKER & H.J. TEAS, ed., *Proceedings of the international symposium on biology and management of mangroves*. Inst. Food. Agr. Sci., Univ. Florida, Gainesville, 1, p. 213-217.
- ROLLET B. & DEPERROIS Y., 1983. — *Structure et dynamique d'une mangrove de Guadeloupe*. Contribution au rapport de synthèse de l'Action Concertée D.G.R.S.T. «Mangrove et zones côtières en Guadeloupe», 9 p.

- SARMA A H V., 1974. — *Studies on biomass of standing crop, primary organic oproduction and cycle of organic matter in the aquatic ecosystem of the mangrove environment around Phuket Island and Gulf of Phanonga along the Indian Ocean coast of Thailand, with preliminary considerations towards the construction of a computer model of energy pathways at the primary trophic level.* Summary progress report to UNESCO ; Phuket Marine Biol. Cent.
- SNEDAKER S C & POOL D J, 1973. Mangrove forest types and biomass. In 'S.C. SNEDAKER & A.E LUGO, ed., *The role of mangrove ecosystems in the maintenance of environmental quality and a high productivity of destrable fisheries.* Center for Aquatic Sciences, Univ. of Florida, Gainesville, C., p 1-13
- SASEKUMAR A. & LOI J.J., 1983. — Litter production in the mangrove forest zones in the Malay peninsula. *Aquatic Botany*, 17, p. 283-290
- WOODROFFE C D., 1984 — Litter fall beneath *Rhizophora stylosa* Griff., Vaitupu, Tuvalu, South Pacific. *Aquatic Botany*, 18, p. 249-255.

MÉTABOLISME ET ADAPTATIONS DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS AUX CONTRAINTES HYDRIQUES, THERMIQUES ET SALINES*

par Paul BINET

Laboratoire de Biochimie et Physiologie végétales
Université de Caen — 14032 CAEN Cédex

MOTS-CLÉS : Adaptation - Sécheresse - Températures élevées - Salinité - Photosynthèse - Osmorégulateur

KEY-WORDS : Adaptation - Drought - High temperature - Salinity - Photosynthesis - Osmoregulation

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

L'importance des mécanismes de la photosynthèse dans les adaptations aux températures élevées, à la sécheresse et aux milieux salés est mise en évidence. La nature et le rôle des substances osmorégulatrices sont analysés ainsi que les modifications de la protéogénèse

Suivant leurs caractéristiques métaboliques les végétaux supérieurs peuvent plus ou moins bien supporter une contrainte thermique (fortes températures), hydrique (sécheresse) ou saline ou plusieurs de ces contraintes en même temps (milieu salé, sec et chaud par exemple).

Les mécanismes de la photosynthèse constituent un bon exemple de relation entre le métabolisme et les possibilités qu'a un végétal de résister à ces contraintes. Après avoir analysé cette relation, sera également évoquée l'importance, dans l'adaptation à ces contraintes, de la synthèse de substances osmorégulatrices et de protéines spéciales notamment de protéines de « choc thermique ».

1 — LA PHOTOSYNTÈSE DE TYPE C4 ET SES AVANTAGES

Le plus souvent la photosynthèse de type C4 est associée à une structure foliaire particulière (structure KRANZ) schématisée par la Fig. 1 à partir des coupes transversales effectuées dans des feuilles d'*Atriplex* (*A. spongiosa*, *A. rosea*, *A. vesicaria* par exemple). Outre les deux épidermes plus ou moins stomatifères, cette structure comprend (GUTTIERREZ *et al.*, 1974) :

— le mésophylle formé de petites cellules à nombreux plasmodesmes et à multiples petits chloroplastes, sans amidon et contenant notamment les activités malate déshydrogénase, aspartate aminotransférase et pyruvate dikinase. Par ailleurs le cytoplasme de ces cellules contient la phosphoenolpyruvate carboxylase.

SUMMARY (Review paper)

Metabolism and plant adaptations to water-thermic and salt stresses.

Consequences of photosynthetic pathways in adaptation to water-, thermic and salt stresses are analysed. Osmoregulators (species and effects) and alteration in protein synthesis have been studied.

— la gaine périvasculaire entourant les tissus conducteurs et constituée de grandes cellules à parois épaisses et à gros chloroplastes le plus souvent situés en profondeur, à proximité de la nervure. Ces chloroplastes contiennent de l'amidon et les activités enzymatiques suivantes : ribulose diphosphate carboxylase (= rubisco), malate décarboxylase, toutes les enzymes du cycle de Calvin permettant la régénération du ribulose phosphate à partir du fructose diphosphate..

Les réactions de la photosynthèse de ce type C4 sont rappelées dans la figure 2 et peuvent être comparées à celles de la photosynthèse de type C3 schématisées dans la figure 3. On notera notamment que dans la photosynthèse de type C3, le cycle de Calvin fonctionne dans toutes les cellules alors que dans la photosynthèse C4, ces réactions n'ont lieu que dans les cellules de la gaine, situées en profondeur, le CO₂ ayant été fixé primitivement sur le phosphoenolpyruvate dans les cellules du mésophylle (RAGHAVENDRA *et al.* DAS, 1978 ; EDWARDS *et al.*, 1985).

1.1. CONTRAINTES HYDRIQUES ET THERMIQUES ET PHOTOSYNTÈSE C4

Les végétaux de type C4 sont le plus souvent trouvés dans les milieux chauds et secs. Ainsi :

a) Les seize Graminées les plus communes du désert de Sonora sont de type C4.

b) dans les prairies de l'Amérique du Nord, le pourcentage d'espèces de type C4 est d'autant plus grand que la latitude est faible, les espèces C3 se raréfiant quand il fait chaud et (ou) sec (Fig. 4).

c) au Kenya, dans les écosystèmes prairiaux, à 600 m

* Conférence donnée aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988

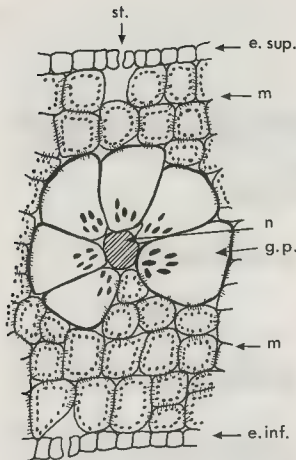


FIG. 1. — Représentation schématique de la structure foliaire KRAENZ (e. inf. = épiderme inférieur; e. sup. = épiderme supérieur, g. p. = gaine périvasculaire; m = mésophylle; n = nervure, st. = stomate).

d'altitude, toutes les espèces sont de type C4 alors qu'à 3.000 m ce mécanisme photosynthétique n'est plus représenté que dans 10 % des espèces (Fig 4) (TIESZEN et DETLING, 1983).

d) sous éclaircissement saturant, l'intensité de la photosynthèse est maximum à 42° chez *Tidestromia oblongifolia*, Amaranthacée de type C4 de la vallée de la mort en Californie. Dans les mêmes conditions, la température optimum pour la photosynthèse C3 d'*Atriplex glabriuscula*, Chenopodiacées des rivages tempérés froids, est de 25°. D'une manière générale, la température optimum pour la photosynthèse est comprise entre 30 et 47° chez les espèces C4, entre 12 et 25° chez les espèces C3 (BERRY et BJORKMAN, 1980 ; EDWARDS *et al.*, 1985).

Tous ces faits reposent sur les caractéristiques de la photosynthèse C4 suivantes :

— dans les feuilles de type C4, les enzymes du cycle de Calvin très thermosensibles, sont situées dans la gaine périvasculaire, protégées des forts échauffements et refroidies par l'eau transportée dans la nervure.

— comparativement à la rubisco, la PEPcarboxylase a une très forte affinité pour le CO₂. Ainsi les plantes C4 sont capables de fonctionner normalement avec une très faible

pression partielle de CO₂, quand, par exemple, les stomates se ferment partiellement lors d'une contrainte hydrique ou sous l'action de fortes températures. Dans ces conditions la photosynthèse reste intense et la transpiration est faible. Aussi, chez les espèces C4, l'efficacité de l'eau est élevée. Dans l'Utah, dans le désert du Grand Bassin, *Atriplex confertifolia* (C4) et *Ceratoides lanata* (C3) sont deux Chenopodiacées vivaces. Pendant le printemps et l'été, en moyenne, l'*Atriplex* utilise 882 moles d'eau par mole de CO₂ fixé tandis que le *Ceratoides* en dilapide 1306 moles.

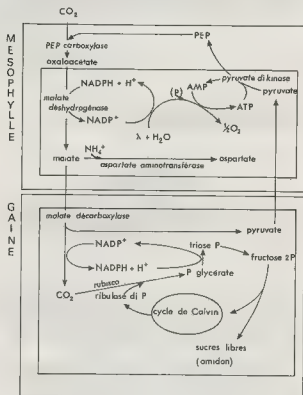


FIG 2. — Réactions de la photosynthèse de type C4 (PEP = phosphoenolpyruvate).

— la pyruvate dikinase qui intervient dans la régénération du phosphoenolpyruvate chez les espèces C4 est sensible au froid. Le plus souvent elle est inactivée en dessous de 10°.

— chez les espèces C4 la photorespiration dont les principales réactions sont rappelées dans la figure 5, est nulle. On sait que l'existence de cette photorespiration est due au fait qu'en présence de faibles concentrations de CO₂, la rubisco fonctionne comme oxygénase et transforme le ribulose en glycérate et glycolate. Or chez les espèces C4, la rubisco est dans la gaine périvasculaire où, du fait de la concentration en acide et de l'activité malate décarboxylase, la concentration en CO₂ est environ 10 fois plus grande que dans l'atmosphère. La rubisco y fonctionne donc uniquement comme carboxylase et la photorespiration n'existe pas. Par contre, les espèces C3 sont très défavorisées aux fortes températures du fait de la photorespiration dont l'intensité croît rapidement avec la température. Chez le Tournesol, les températures optimales pour la photosynthèse réelle, la photorespiration et la respiration obscure sont respectivement égales à 20, 35 et 40° si bien qu'au-delà de 20°, l'intensité de la photosynthèse apparente diminue. A 25°, 30 % du carbone fixé par

la photosynthèse réelle est reconverti en CO_2 . A 35°, la moitié du carbone assimilé est dégradé dans la photorespiration.

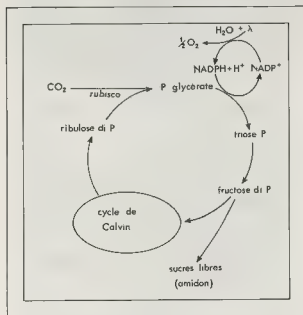


FIG. 3. — Réactions de la photosynthèse de type C3.

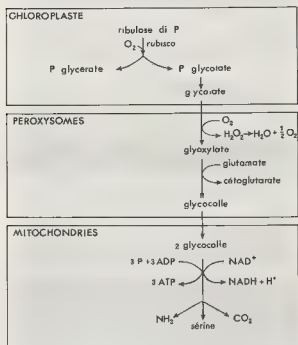


FIG. 5. — Principales réactions de la photorespiration.

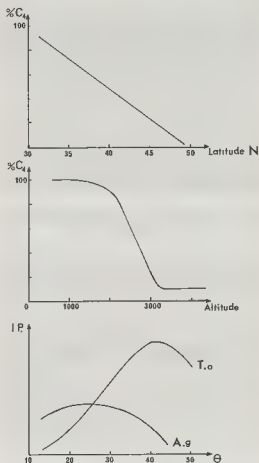


FIG. 4. — Localisation et comportement des végétaux C4

En haut : variations du pourcentage d'espèces C4 en fonction de la latitude, dans les prairies de l'Amérique du Nord

Milieu : variations du pourcentage d'espèces C4 en fonction de l'altitude dans les écosystèmes prairiaux du Kenya

En bas : variations de l'intensité de la photosynthèse (I.P.) sous éclairage saturant, en fonction de la température (θ) chez *Tidesstromia oblongifolia* (T.o.), espèce C4 et chez *Atriplex glabriuscula* (A.g.) espèce C3.

— certaines espèces sont capables de s'adapter aux fortes températures c'est-à-dire que soumises à des températures progressivement croissantes, la température optimum pour leur photosynthèse augmente peu à peu. En général, les végétaux C4 présentent une adaptation plus importante que les espèces C3. Par exemple dans le désert de Sonora, chez *Larrea divaricata* (C3) la température optimum pour la photosynthèse est de 20° en janvier et de 32° en septembre. Chez *Hammada scoparia* (C4) cette température optimum passe de 28,6° en mars à 40,9° en août (EHLERINGER et MOONEY, 1983).

1.2. PHOTOSYNTÈSE C4 CHEZ LES HALOPHYTES

Beaucoup d'halophytes appartiennent au type C4 : *Aeluropus litoralis* (DOWNTON et TOROKFALVY, 1975), de nombreux *Atriplex* (JONES, 1969 ; TING et OSMOND, 1973 a et b ; CHAPMAN *et al.*, 1975 ; CALDWELL *et al.*, 1977 ; GAVALAS et MANETAS, 1980), *Salsola kali* (OLESEN, 1974, 1975), *Salsola soda* (KARABOURNIOTIS *et al.*, 1973), beaucoup de *Spartines* (LONG *et al.*, 1975 ; MALLOIT *et al.*, 1975 ; CAVALIERI et HUANG, 1977), *Suaeda monoica* et *Sporobolus rigens*. Cette dernière espèce est un xérohalophyte des steppes ou des rivages salés d'Argentine, également adapté aux inondations subies près des lacs salés au printemps, grâce à un aérénchyme parcourant tout le système racinaire. Chez cette espèce la structure KRAZ des feuilles est complétée par un parenchyme central où le sel s'accumule (BOCHER et OLESEN, 1978).

L'existence du type C4 ne s'accompagne pas toujours d'une structure KRAZ typique. Ainsi chez les feuilles de *Suaeda monoica* on peut distinguer (Fig. 6) :

- une couche de cellules sous épidermiques à petits chloroplastes, sans activité rubisco mais à forte activité PEPcarboxylase. L'oxaloacétate formé par fixation du CO₂ sur le phosphoenolpyruvate est converti en malate si le milieu est peu salé et en aspartate si le sel est abondant.

- une couche de cellules internes à gros chloroplastes. Les mitochondries de ces cellules sont situées vers la face interne, à proximité du parenchyme central. Dans cette assise, il n'y a presque pas de PEPcarboxylase mais la rubisco et la NAD-malate déshydrogénase y sont abondantes.

- un parenchyme aqueux central avec quelques chloroplastes et une activité moyenne PEPcarboxylase et rubisco. Du fait de la forte diffusion de CO₂ issu des mitochondries des cellules internes, après carboxylation, il y a formation d'acides organiques, d'acides aminés et de bétaines qui contribuent à l'équilibre osmotique (SHOMER-ILAN *et al.*, 1975, 1979).

Chez les halophytes l'existence du mécanisme C4 a les avantages suivant :

- une bonne réussite à températures élevées, sous des éclaircissements intenses et sous de fortes salinités et ce pour les raisons évoquées à propos des adaptations aux contraintes hydriques et thermiques.

- une bonne efficacité de l'eau.

- chaque année, une période de bilan carboné positif plus longue que pour les espèces C3. Chez les *Atriplex* C4 ce bilan est positif entre mars et octobre alors que chez *Eurotia lanata*, à partir de septembre, ce bilan devient négatif (CALDWELL, 1974).

2 — LA PHOTOSYNTÈSE DE TYPE CAM ET SES AVANTAGES

La photosynthèse CAM existe chez les végétaux succulents quand la succulence intéresse le parenchyme chlorophyllien (les cellules vertes sont grandes et largement vacuolisées).

Les réactions de ce type de photosynthèse sont rappelées dans la figure 7. Elles ressemblent beaucoup aux réactions de la photosynthèse C4 mais les réactions qui ont lieu dans le mésophylle des espèces à structure KRAZ sont, dans le type CAM réalisées au cours de la nuit, les stomates étant ouverts, alors que les réactions caractéristiques de la gaine périvasculaire,

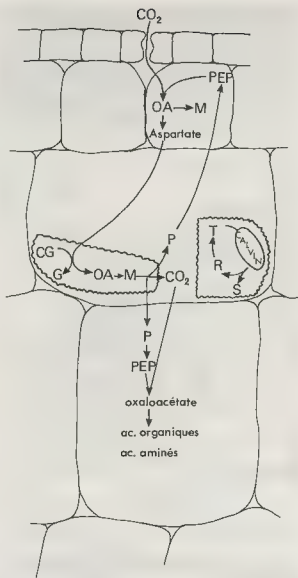


FIG. 6. — Répartition cellulaire des réactions de la photosynthèse C4 chez *Suaeda monoica*. (CG = cétylglutarate ; G = glutamate ; M = malate ; OA = oxaloacétate ; P = pyruvate ; PEP = phosphoenolpyruvate ; R = ribulose ; S = sucres libres ; T = tréose phosphate).

laire, dans le type CAM, se déroulent pendant le jour, à stomates fermés.

Différents comportements CAM ont été décrits :

- type CAM obligatoire : ce mécanisme existe à tout âge et dans toutes circonstances. Il est surtout caractéristique des espèces chez lesquelles la succulence intéresse la tige : Cactodées telles que *Mammillaria*, *Ferocactus*, *Cereus* mais on le trouve également chez *Yucca baccata* (RAO *et al.*, 1979 ; BRULFERT *et al.*, 1984).

- type CAM évolutif : chez le Figuier de Barbarie par exemple, les petites feuilles éphémères sont de type CAM, les cladodes sont C3 jusqu'à environ 2 ans, après elles sont de type CAM (NOBEL et HARTSOCK, 1986).

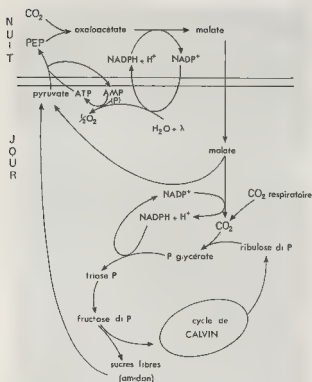


FIG. 7. — Réactions de la photosynthèse de type CAM

— type CAM facultatif ou adaptatif surtout représenté chez les espèces à feuilles charnues. Plusieurs cas sont possibles :

a) le mécanisme CAM s'installe en même temps que la sécheresse et inversement. Ainsi chez *Agave deserti*. La photosynthèse subit des fluctuations saisonnières entre le type C3 et le type CAM.

b) Le mécanisme CAM se déclenche quand les jours deviennent courts. A Madagascar, le *Kalanchoe blossfeldiana* devient CAM quand les jours raccourcissent c'est-à-dire quand la période sèche va commencer.

c) Le mécanisme CAM est initié par les fortes températures. Ainsi les feuilles de *Kalanchoe pinnata* sont plus CAM à 25° qu'à 13° surtout si les jours sont longs.

d) Le mécanisme CAM a lieu en présence de sel. Le *Mesembryanthemum crystallinum*, fréquent sur les côtes à étés arides est de type C3 quand le milieu n'est pas salé. Dans ces conditions s'il fait humide le bilan de CO₂ est faiblement positif et la plante végète. S'il fait sec, le bilan carboné est négatif et la plante meurt. Quand le milieu est salé, la photosynthèse CAM s'installe, la nuit s'il fait humide, toute la journée s'il fait sec (WINTER 1973 a et b ; HOFNER *et al.*).

Sous contraintes hydriques, thermales ou salines, la photosynthèse CAM offre des avantages certains, ce fait pouvant être illustré par les Cactacées dont la répartition est positivement corrélée avec celle des habitats à forte évaporation. L'économie de l'eau des espèces CAM est bien plus grande que celle des espèces C3 et C4. En effet on rencontre chez ces végétaux succulents un développement peu important des surfaces transpirantes (3 cm². cm⁻³ chez l'*Opuntia* contre 38 à 82 chez les sclérophytes et 84 à 200 chez les mésophytes), une faible densité stomatique (en moyenne 10 fois moins de sto-

mates par unité de surface dans le type CAM que dans les autres espèces : STALFELT, 1956), une fermeture diurne des stomates donc au moment où il fait le plus chaud et le plus sec. Sous conditions très arides, les stomates peuvent d'ailleurs rester constamment fermés (*Agave deserti*, *Cereus*), le métabolisme CAM est alors réduit au recyclage du CO₂ respiratoire (NOBEL, 1976). De plus la photorespiration est très faible ou nulle car pendant le jour, les stomates étant fermés, le CO₂ issu des décarboxylations et de la respiration s'accumule et peut atteindre une concentration de 1 %. La rubisco fonctionne alors uniquement comme carboxylase.

3 — LES OSMORÉGULATEURS

Chez les végétaux vivant en milieu sec ou salé, l'approvisionnement en eau ne peut être maintenu qu'en développant dans les organes un potentiel hydrique suffisamment bas.

3.1. OSMORÉGULATION CHEZ LES XÉROPHYTES

Chez les xérophytes, les abaissements les plus importants du potentiel hydrique ont lieu chez les espèces qui conservent tout le temps des feuilles mésomorphes tout en ayant un appareil racinaire peu développé. Pendant les périodes sèches, les stomates se ferment et le potentiel hydrique diminue jusqu'à 50 bars chez *Globularia vulgaris* et *Centaurea intybacea*. C'est le cas également, pendant la période sèche estivale, chez les espèces du chaparral de San Diego, sorte de maquis des versants secs californiens (BOWMAN et ROBERTS, 1985).

Chez ces xérophytes non succulents, quand le potentiel hydrique diminue, il y a accumulation de sucres solubles. En Afrique du Sud, chez les Graminées (*Eragrostis nindensis*, *Sporobolus festinus*), chez *Ceterach officinarum* et chez une Scrofulariacée *Craterostigma plantagineum*, résistant à la sécheresse, le rapport intracellulaire sucres solubles/ions minéraux augmente beaucoup par accumulation de sucres. Ceci n'a pas lieu chez une Graminée sensible à la sécheresse (*Sporobolus pyramidalis*) et chez l'Épinard.

Il faut remarquer que l'enrichissement en sucres solubles, outre son incidence osmotique, pourrait protéger les membranes de la dessiccation. Il a été en effet montré que certains sucres, comme le tréhalose, en se liant aux lipides membranaires pourraient stabiliser la structure lipidique des membranes pendant la dessiccation.

Il se peut que la proline intervienne également soit comme agent osmotique, soit comme facteur déclenchant l'hydrolyse de l'amidon (HANSON et HITZ, 1982). Pendant une contrainte hydrique, la synthèse de la proline est souvent augmentée et son oxydation diminuée. Est-ce l'indication d'une altération intracellulaire ou d'une réaction bénéfique ? Chez le *Carex pachystylis* qui résiste bien à la sécheresse, il y a accumulation de proline dans les organes aériens et souterrains. Par contre chez le *Carex setifolia* qui résiste mal à la sécheresse, la proline ne s'accumule pas dans les organes souterrains et dans les organes aériens l'accumulation est tout à fait transitoire. Mais on peut améliorer la résistance à la sécheresse de cette espèce, en lui apportant de la proline (HUBAC, 1976). Chez dix variétés d'Orge, il a été également montré qu'il y a une bonne corrélation entre la résistance à la sécheresse et les possibilités d'accumuler de la proline (BHASKARAN *et al.*, 1985). Sur des suspensions cellulaires de Tomate placées dans des solutions de PEG concentrées, la réduction de la croissance est diminuée si on apporte de la

proline (HANDA *et al.*, 1986). Mais ces faits ne sont pas généraux et il n'y a pas de corrélation entre proline et résistance à la sécheresse chez le Cotonnier et le Sorgho. Il n'y a pas non plus de corrélation entre la tolérance extrême à la dessiccation des espèces reviviscentes et la quantité de proline qu'elles accumulent.

Quand il s'agit de xérophytes succulents de type CAM, l'accumulation d'acides organiques participe à la régulation journalière et saisonnière du potentiel osmotique.

3.2. OSMORÉGULATION CHEZ LES HALOPHYTES

Chez les halophytes du type accumulant (les plus nombreux surtout chez les Dicotylédones), le NaCl s'accumule dans les organes aériens principalement au niveau des vacuoles. Le potentiel hydrique vacuolaire est donc d'autant plus faible qu'il y a plus d'ions accumulés. Pour que les autres compartiments cellulaires et notamment le cytoplasme soient en équilibre hydrique avec les vacuoles, il faut supposer qu'il existe dans ces compartiments un faible potentiel matriciel ou (et) des substances réalisant un équilibre de Donnan ou (et) une accumulation de métabolites osmotiquement actifs, ces mêmes métabolites pouvant être responsables de faibles potentiels hydriques chez les halophytes de type «excluant», qui, pauvres en sel, n'en doivent pas moins assurer leur ravitaillement en eau en milieu salé. Ces métabolites peuvent être :

— des glucides ou des polyalcools dont l'existence a été d'abord démontrée chez les Algues, les Champignons et les Lichens et dont l'importance chez les végétaux supérieurs semble peut-être moins générale surtout chez les Dicotylédones. Ainsi chez les Graminées et les Cyprès qui n'accumulent pas le sel, les concentrations de sucres solubles peuvent atteindre 200 mM et contribuer efficacement à l'osmorégulation (HAMMER, 1986). Une accumulation de sucres réducteurs se retrouve dans les racines et les tiges feuillées de *Triglochin maritimum* ainsi que dans les organes souterrains de *Plantago maritima*, *Limonium vulgare* et *Halimione portulacoides* (JEFFERIES *et al.*, 1979). Chez *Plantago maritima* et *Plantago coronopus* à côté des sucres réducteurs, du sorbitol s'accumule dans tous les organes, les concentrations atteintes étant fonction de la position des plantes par rapport au rivage. Chez *Honckenya peploides*, c'est du pinitol qui se concentre quand la salinité croît (GORHAM *et al.*, 1981). Les cyclitols (pinitol, chiroinonitol, quebrachitol) et le mannitol sont également fréquents dans les Rhizophoracées de la mangrove où par contre le saccharose et les oses libres jouent un rôle osmotique peu important (POPP, 1984) contrairement à ce qui se passe chez *Salicornia europaea* ssp. *rubra* où une accumulation de sucres solubles suit de très près une brusque augmentation de la salinité du milieu extérieur. Les sucres ainsi formés peuvent créer un équilibre osmotique au niveau du cytoplasme même s'ils n'y sont pas entièrement contenus (Mc NULTY, 1985). Chez *Suaeda macrocarpa*, un glycopeptide riche en aminoacide à caractère acide a été isolé et pourrait participer à l'établissement d'un équilibre de Donnan entre cytoplasme et vacuole (BRIENS *et al.*, 1981). A noter que pendant l'adaptation des Tomates à une addition de 100 mM de NaCl dans la solution nutritive, les plantes accumulent transitoirement des hexoses libres et du saccharose puis du myo-inositol quand la croissance reprend. Chez un hybride entre *Lycopersicon pennellii* et *L. esculentum*, la résistance est corrélée avec la teneur en myo-inositol qui forme respectivement les 2/3 et les 3/4 des sucres solubles des feuilles et des racines (SACHER *et al.*, 1985).

— des acides organiques qui accompagnent les cations accumulés en excès dans les vacuoles (RAINS, 1972) mais dont une partie pourrait se trouver dans le cytoplasme. Chez *Suaeda macrocarpa*, l'acidité organique augmente avec la salinité du milieu extérieur (BRIENS *et al.*, 1981, 1985 ; BRIENS, 1985, 1987). Chez *Atriplex*, l'acide oxalique contrebalance l'excès de cations dans le mésophylle (BLACK, 1960 ; OSMOND, 1963, 1967). Dans les poils vésiculeux d'*Atriplex halimus*, des concentrations de 1,36 M d'acide oxalique ont été signalées (GOODIN *et al.*, 1970). Chez *Halogeton glomeratus*, *Bassia*, *Kochia*, *Rhagodia* de fortes teneurs en acide oxalique sont toujours associées à d'importantes concentrations de Na (DYE, 1956 ; MORTON *et al.*, 1959 ; WILLIAMS, 1960). Chez *Halimione portulacoides*, la présence d'oxalates solubles est liée aux milieux riches en NaCl (BAUMEISTER *et al.*, 1974). L'acide oxalique dont la synthèse semble passer par l'isocitrate et le glyoxylate (OSMOND *et al.*, 1968) mais aussi par l'acide L ascorbique (*Halogeton glomeratus* : NUSS *et al.*, 1978) est donc un élément important dans l'osmorégulation de nombreux halophytes.

Chez les halophytes de type C4 ou CAM, l'acide malique peut s'accumuler et peut donc intervenir dans l'osmorégulation ainsi que dans l'équilibre des cations absorbés en excès par rapport aux anions minéraux.

— des amino- et des iminoacides : il a été vu que chez les halophytes C4, la fixation de CO₂ s'oriente préférentiellement en milieu salé, vers l'aspartate au détriment de la formation de malate. L'accumulation d'acides aminés qui peut en résulter peut participer à la régulation hydrique intracellulaire. C'est le cas dans les racines de *Plantago maritima* et dans tous les organes de *Triglochin maritima*, *Limonium vulgare* et *Halimione portulacoides* (JEFFERIES *et al.*, 1979).

Parmi les composés azotés susceptibles de s'accumuler dans les cellules sous l'action du sel, la proline tient une place prépondérante. Chez *Triglochin maritima*, la proline peut représenter 10 à 20 % du poids sec des tiges feuillées (STEWART *et al.*, 1974). Chez *Aster tripolium*, *Mesembryanthemum nodiflorum* et *Salicornia frutescens*, la teneur des cellules en proline est d'autant plus forte qu'il y a plus de NaCl dans le suc cellulaire (TREICHEL, 1975). Si la proline est confinée dans le cytoplasme, elle pourrait y atteindre des concentrations de 280 mM et intervenir donc d'une manière importante dans le potentiel hydrique du cytoplasme et ceci sans modifier les activités enzymatiques puisque *in vitro* des concentrations de proline atteignant 600 mM ne se sont pas montrées inhibitrices de ces activités (STEWART *et al.*, 1974). Ces faits se retrouvent chez les *Ruppia*, immergées dans des eaux salées. Les fluctuations saisonnières des teneurs des plantes en proline suivent les variations de la salinité. Si la proline est entièrement contenue dans le cytoplasme, elle peut y développer un potentiel osmotique égal à la moitié de celui du milieu extérieur (BROCK, 1981).

— de la glycine-bétaine : elle est présente chez *Halimione portulacoides*. Chez *Atriplex spongiosa* et *Spartina townsendii*, elle évolue parallèlement à la teneur en sel du milieu extérieur (STOREY *et al.*, 1975). Quand l'alimentation est déficiente chez *Atriplex* et *Salsola kali*, le sel devient rapidement nocif car les cellules ont alors beaucoup de difficultés à synthétiser la glycine-bétaine nécessaire à leur régulation osmotique (ROZEMA *et al.*, 1985). Comme à la concentration de 1 M, la bétaine n'inhibe pas la malate déshydrogénase de l'Orge, elle peut sans doute jouer un rôle dans le potentiel hydrique intracellulaire sans perturber les activités enzymatiques. De plus il a été montré chez *Beta vulgaris* que la glycine-bétaine empêche la destabilisation des membranes par les oxalates (JOLIVET *et al.*, 1983). Chez l'Orge, la glycine bétaine modifie les influx de sodium notamment au niveau du tonoplasme et jouerait ainsi un rôle dans la compartimen-

tation du sodium (AHMAD *et al.*, 1987). Chez *Suaeda macrocarpa*, la glycine bétaine atténue les effets de chocs salins notamment en empêchant l'augmentation des activités ribonucléiques (BILLARD *et al.*, 1986).

— Notons enfin que des cellules de Tabac adaptées à un milieu de faible potentiel osmotique, synthétisent une protéine spéciale, l'osmotine (26 kilodalton). Cette protéine surtout accumulée dans les vacuoles peut représenter jusqu'à 12 % des protéines totales (SINGH *et al.*, 1987).

4 — LES PROTÉINES DE «CHOC THERMIQUE»

Chez certaines espèces, lors du passage à des températures élevées, des protéines spéciales sont synthétisées. Chez *Agave deserti*, *Carnegiea gigantea* et *Ferocactus acanthodes*, trois espèces succulentes désertiques, lors d'un transfert des plantes de 30° jour et 20° nuit à 50° jour et 40° nuit, il y a accumulation de protéines spéciales de 25 à 27 kilodalton (CHUAN KEE et NOVEL, 1986). Chez le Cotonnier, sur sol sec, alors que la température des feuilles peut atteindre 40° à midi, il y a formation de polypeptides particuliers riches en méthionine (BURKE *et al.*, 1985). La synthèse de telles protéines se fait le plus souvent en deux vagues successives entre 20 minutes et 4 heures suivant l'augmentation de température puis entre 4 et 20 heures (SACHS et HO, 1983).

La signification de ces protéines dont certaines sont comparables à celles synthétisées chez les animaux aux températures élevées, n'est pas encore bien connue. Chez le Maïs, la thermotolérance serait corrélée avec la formation de telles protéines (COOPER et HO, 1983), mais cette opinion n'est pas unanimement partagée car différents traitements (chocs osmotiques, présence de cuivre, de cadmium ou de zinc) font apparaître chez cette espèce une thermotolérance sans qu'il se forme de protéines spéciales (BONHAM-SMITH *et al.*, 1987).

CONCLUSIONS

Les végétaux supérieurs adaptés aux milieux chauds, secs ou salés présentent des particularités biologiques, morphologiques, anatomiques, cytologiques qui leur permettent soit d'échapper aux contraintes (thermophytes ou géophytes des déserts par exemple) soit de résister à ces contraintes (appareil racinaire extensif, organes aériens protégés des fortes transpirations, organes sécréteurs...). Mais par certaines caractéristiques de leur métabolisme, ces mêmes végétaux peuvent conserver, dans des conditions extrêmes, une activité importante et par suite une croissance non négligeable. L'étude des mécanismes de la photosynthèse le montre bien puisqu'un végétal qui présente une photosynthèse de type C4 ou CAM peut réaliser ses synthèses dans des conditions de température, de sécheresse, de salinité, sous lesquelles une plante de type C3 serait rapidement éliminée. La qualité du métabolisme peut également intervenir dans les adaptations aux milieux excessifs comme le montre l'importance de l'accumulation dans les cellules de substances y réduisant le potentiel hydrique et permettant à l'alimentation en eau de se réaliser en milieu sec ou salé. Mais l'importance qualitative du métabolisme dans les adaptations est certainement fortement sous-estimée car il est vraisemblable que sous l'action de diverses contraintes, des protéines spéciales prennent naissance et interviennent par la suite dans le comportement des cellules face à ces mêmes contraintes.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMAD N., WYN-JONES R. G., JESCHKE W., 1987. — Effect of exogenous glycine-betaine on Na⁺ transport in Barley roots. *J. Exp. Bot.*, 38, 913-921.
- BAUMEISTER W., KLOOS G., 1974. — Über die Salzsekretion bei *Halimione portulacoides* (L.) Aellen. *Flora*, 163, 310-326.
- BERRY J., BJORKMAN O., 1980. — Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31, 491-543.
- BHASKARAN S., SMITH R. H., NEWTON R. J., 1985. — Physiological changes in cultured Sorghum cells in response to induced water stress I. Free proline. *Plant Physiol.*, 79, 266-269.
- BILLARD J. P., ROUXEL M. F., BOUCAUD J., 1986. — Intervention de la glycine-bétaine dans le contrôle *in situ* de l'activité ribonucléique des feuilles excisées de *Suaeda maritima* (L.). *Dum. var. macrocarpa* Moq. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 303, Série 3, 291-294.
- BLACK R. F., 1960. — Effects of NaCl on the ion uptake and growth of *Atriplex vesicaria* Heward. *Austr. J. Biol. Sc.*, 13, 249-266.
- BOCHER T. W., OLESEN P., 1978. — Structural and ecophysiological pattern in the xero-halophile C4 grass *Sporobolus rigens* (Tr.) Desv. *Biol. Skr. Dan. Vid. Selsk.*, 22, 1-48.
- BONHAM-SMITH P. C., KAPOOR M., BEWLEY J. D., 1987. — Establishment of thermotolerance in Maize by exposure to stresses other than a heat shock does not require heat shock protein synthesis. *Plant Physiol.*, 85, 575-580.
- BOWMAN W. D., ROBERTS S. W., 1983. — Seasonal changes in tissue elasticity in chaparral shrubs. *Physiol. Plant.*, 65, 233-236.
- BRIENS M., 1965. — Contribution à l'étude des acides organiques de *Suaeda macrocarpa* Moq. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.*, II, 316-321.
- BRIENS M., 1967. — Contribution à l'étude du métabolisme des halophytes : les acides oséoniques de *Suaeda macrocarpa* Moq. et de *Aster tripolium* L. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 264, 2296-2299.
- BRIENS M., GOAS M., 1964. — Contribution à l'étude des acides organiques non volatils de *Suaeda macrocarpa* Moq. Les jeunes plantules. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 259, 202-205.
- BRIENS M., GOAS M., 1965. — Contribution à l'étude des acides organiques non volatils de *Suaeda macrocarpa* Moq. Leur évolution dans les différents organes de la plante au cours du cycle annuel. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 260, 6188-6191.
- BRIENS M., GOAS M., 1981. — Caractérisation d'une glycoprotéine chez *Suaeda macrocarpa* Moq. *Physiol. vég.*, 19, 145-153.
- BROCK M. A., 1981. — Accumulation of proline in a submerged aquatic halophyte *Ruppia* L. *Oecologia*, 51, 217-219.
- BRULFERT J., GUERRIER D., QUEIROZO O., 1984. — Rôle de la photopériode dans l'adaptation à la sécheresse : cas d'une plante à métabolisme crassulacéen, l'*Opuntia ficus indica* Mill. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, Actual. Bot., 1, 69-77.
- BURKE J. J., HATFIELD J. L., KLEIN R. R., MULLET J. E., 1985. — Accumulation of heat shock proteins in field-grown cotton. *Plant Physiol.*, 78, 394-398.
- CALDWELL M. M., 1974. — Physiology of desert halophytes. In «*Ecology of halophytes*», REIMOLD R. J., QUEEN W. H., Academic Press, New York, 355-378.
- CALDWELL M. M., OSMOND C. B., NOTT D. L., 1977. — C4 pathway photosynthesis at low temperature in cold tolerant *Atriplex* species. *Plant Physiol.*, 60, 157-164.
- CAVALIERIA J. J., HUANG A. H. C., 1977. — Effect of NaCl on the *in vitro* activity of malate dehydrogenase in salt marshes halophytes of the U.S.. *Plant Physiol.*, 41, 79-84.

- CHAPMAN E.A., BAIN J.M., GOVE D.W., 1975. — Mitochondria and chloroplast peripheral reticulum in the C4 plants *Amaranthus edulis* and *Atriplex spongiosa*. *Austr. J. Plant. Physiol.*, 2, 207.
- CHUAN KEE S., NOBEL P.S., 1986. — Concomitant changes in high temperature tolerance and heat-shock proteins in desert succulents. *Plant physiol.*, 80, 596-598.
- COOPER P., HO T.H.D., 1983. — Heat shock proteins in Maize. *Plant Physiol.*, 71, 215-222.
- DOWNTON W.J.S., TOROKFALVY E., 1975. — Effect of sodium chloride on the photosynthesis of *Aeluropus litoralis*, a halophytic grass. *Z. Pflanzphysiol.*, 75, 143-150.
- DYE W.B., 1956. — Chemical studies on *Halogeton glomeratus*. *Weeds*, 55-60.
- EDWARDS G.E., NAKAMOTO H., BURNELL J.N., HATCH M.D., 1985. — Pyruvate Pi dikinase and NADP-malate dehydrogenase in C4 photosynthesis: properties and mechanism of light-dark regulation. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 36, 255-286.
- EHLERINGER J., MOONEY H.A., 1983. — Productivity of desert and mediterranean-climate plants. In «Physiological plant ecology. IV. Ecosystem processes: mineral cycling, productivity and man's influence». LANGE O.L., NOBEL P.S., OMOND C.B., ZIEGLER H., Springer-Verlag, Berlin, 205-231.
- GAVALAS N.A., MANETAS Y., 1980. — Calcium inhibition of phosphoenolpyruvate carboxylase: possible physiological consequences for C4-photosynthesis. *Z. Pflanzphysiol.*, 100, 179-184.
- GOODIN J.R., MOZAFAR A., 1970. — Quantitative histochemistry of oxalate in vesiculated hairs of *Atriplex halimus*. *Histochemie*, 21, 366-368.
- GORHAM J., HUGHES L., WYN-JONES R.G., 1981. — Low-molecular weight carbohydrates in some salt stressed plants. *Physiol. Plant.*, 53, 27-33.
- GUTTIEREZ M., KAWAIR, HUBERS C., KUS B., EDWARDS G.E., 1974. — Photosynthesis in mesophyll protoplasts and bundle sheath cells of various types of C4 plants. I. Carboxylases and CO₂-fixation studies. *Z. Pflanzphysiol.*, 72, 305-319.
- HAMMER U.T., 1986. — Saline lake ecosystems of the world. *Monographiae biologiae*, Junk, Dordrecht, vol. 59, 510-512.
- HANDA S., HANDA A.K., HASEGAWA P.M., BRESSAN R.A., 1986. — Proline accumulation and the adaptation of cultured plant cells to water stress. *Plant physiol.*, 80, 4, 938-945.
- HANSON A.D., HITZ W.D., 1972. — Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 33, 163-203.
- HUBAC C., 1976. — La résistance à la sécheresse de deux espèces de Carex. In «Étude de biologie végétale. Hommage au Professeur Pierre CHOUARD». Paris, 343-363.
- HOFNER R., VASQUEZ-MORENO L., WINTER K., BOHNERT H.J., SCHMITT J.M., 1987. — Induction of Crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* by high salinity mass increase and *de novo* synthesis of PEP carboxylase. *Plant Physiol.*, 83, 915-919.
- JEFFERIES R.L., RUDMIK T., DILLON E.M., 1979. — Responses of halophytes to high salinities and low water potential. *Plant Physiol.*, 64, 989-994.
- JOLIVET Y., HAMELIN J., LAHRER F., 1983. — Osmoregulation in halophytic higher plants: the protective effects of glycine betaine and other related solutes against oxalate destabilization of membranes in beet root cells. *Z. Pflanzphysiol.*, 109, 171-180.
- JONES R., 1969. — The biology of *Atriplex*. *Symposium Dentiquin*, 14-15/10/1969, 128 pp.
- KARABOURNIOTIS G., MANETAS Y., GAVALAS N.A., 1983. — Photoregulation of phosphoenolpyruvate carboxylase in *Salsola soda* L. and other C4 plants. *Plant Physiol.*, 73, 735-739.
- LONG S.P., INCOLL L.D., WOOLHOUSE H.W., 1975. — C4 photosynthesis in plants from cool temperate regions with particular reference to *Spartina townsendii*. *Nature*, 257, 622-624.
- MALLOTT P.G., DAVY A.J., JEFFERIES R.L., HUTTON M.J., 1975. — Carbon dioxide exchange in leaves of *Spartina anglica* Hubbard. *Oecol.*, 20, 351-358.
- Mc NULTY L.B., 1985. — Rapid osmotic adjustment by a succulent halophyte to saline shock. *Plant Physiol.*, 78, 100-103.
- MORTON H.L., HASS R.H., ERICKSON L.C., 1959. — Oxalate and mineral contents of *Halogeton glomeratus*. *Weeds*, 7, 255-264.
- NOBEL P.S., 1976. — Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant *Agave deserti*. *Plant Physiol.*, 58, 576-582.
- NOBEL P.S., HARTSOCK T., 1986. — Leaf and stem CO₂ uptake in the three subfamilies of the Cactaceae. *Plant Physiol.*, 80, 913-917.
- NUSS R.F., LOEWUS F.A., 1978. — Further studies on oxalic acid biosynthesis in oxalate accumulating plants. *Plant Physiol.*, 61, 590-592.
- OLESEN P., 1974. — Leaf anatomy and ultrastructure of chloroplasts in *Salsola kali* L. as related to the C4-pathway of photosynthesis. *Bot. Notiser*, 127, 352-353.
- OLESEN P., 1975. — Plasmodesmata between mesophyll and bundle sheath cells in relation to the exchange of C₄ acids. *Planta*, 123, 199-202.
- OSMOND B., 1963. — Oxalates and ionic equilibrium in Australian saltbushes (*Atriplex*). *Nature*, 198, 503-504.
- OSMOND B., 1967. — Acid-metabolism in *Atriplex* I. Regulation of oxalate synthesis by the apparent excess carbon absorption in leaf tissue. *Aust. J. Biol. Sc.*, 20, 575-583.
- OSMOND B., AVADHANI P.N., 1968. — Acid metabolism in *Atriplex*. II. Oxalate synthesis during acid metabolism in the dark. *Aust. J. Biol. Sc.*, 21, 917-927.
- POPP M., 1984. — Chemical composition of Australian mangroves II. Low molecular weight carbohydrates. *Z. Pflanzphysiol.*, 113, 411-421.
- RAGHAVENDRA A.D., DAS V.S.R., 1978. — Photosynthetic carbon metabolism in leaves of C4- and C3-plants: a detailed comparative study. *Z. Pflanzphysiol.*, 87, 379-393.
- RAINS D.W., 1972. — Salt transport by plants in relation to salinity. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 23, 367-388.
- RAO I.M., SWAMY P.M., DAS V.S.R., 1979. — Some characteristics of Crassulacean acid metabolism in five nonsucculent scrub species under natural semiarid conditions. *Z. Pflanzphysiol.*, 94, 201-210.
- ROZEMA J., BIJWAARD P., PRAST J., BROEKMAN R., 1985. — Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio*, 62, 499-521.
- SACHER R.F., STAPLES R.C., 1985. — Inositol and sugars in adaptation of tomato to salt. *Plant Physiol.*, 77, 206-210.
- SACHS M.M., HO T.H.D., 1986. — Alteration of gene expression during environmental stress in plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 37, 363-376.
- SHOMER-ILAN A., BEERS S., WASEL Y., 1975. — *Suaeda monoica*, a C4 plant without typical sheaths. *Plant Physiol.*, 56, 676-679.
- SHOMER-ILAN A., NEUMANN-GANMORE R., WASEL Y., 1979. — Biochemical specializations of photosynthetic cell layers and carbon flow path in *Suaeda monoica*. *Plant Physiol.*, 64, 963-965.
- SINGH N.K., BRACKER C.A., HASEGAWA P.M., HANDA A.K., BUCKEL S., HERMODSON M.A., PFLANKOCH E., REGNIER F.E., BRESSAN R.A., 1987. — Characterization of osmotin, a thaumatococcal protein associated with osmotic adaptation in plant cells. *Plant. Physiol.*, 85, 529-536.

- STALFELT M. G., 1976. — Morphologie und anatomies des blattes als transpirationsorgan. In «*Handbuch der Pflanzenphysiologie III Pflanze und wasser*». RUHLAND W., Springer-Verlag. Berlin, 324-341
- STEWART G. R., LEE J. A., 1974. — The role of proline accumulation in halophytes. *Planta*, 120, 279-289
- STOREY R., WYN-JONES R. G., 1975. — Bétaïne and choline levels in plants and their relationship to NaCl stress. *Plant. Sc. Letters*, 4, 161-168.
- TIESZEN L. L., DETLING J. K., 1983. — Productivity of grassland and tundra. In «*Physiological plant ecology. IV. Ecosystem processes : mineral cycling, productivity and man's influence*». LANGGE O. L., NOBEL P. S., OSMOND C. B., ZIEGLER H., Springer-Verlag, Berlin, 173-203
- TING I. P., OSMOND C. B., 1973. — Photosynthetic phosphoenolpyruvate carboxylases. Characteristics of alloenzymes from leaves of C3 and C4 plants. *Plant Physiol.*, 51, 439-447.
- TING I. P., OSMOND C. B., 1973. — Multiple forms of plant phosphoenolpyruvate carboxylase associated with different metabolic pathways. *Plant physiol.*, 51, 448-453.
- TREICHEL S., 1975. — Der einfluss von NaCl auf die prolinkonzentration verschiedener Halophyten. *Z. Pflanzenphysiol.*, 76, 56-68
- WILLIAMS M. C., 1960. — Effects of sodium and potassium salts on growth and oxalate content of *Halogeton*. *Plant Physiol.*, 35, 500-505
- WINTER K., 1973. — CO₂-gaswechsel von an hohe salinität adaptierten *Mesembryanthemum crystallinum* bei rückführung in glykisches anzuhtmedium. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 86, 467-476
- WINTER K., 1973. — NaCl-induzierten Crassulaceensaurestoffwechsel bei einer weiteren Aizoacea : *Carpobrotus edulis*. *Planta*, 115, 187-188

SÉCHERESSE ET STRATÉGIES COMPORTEMENTALES CHEZ LES SCARABÉIDES COPROPHAGES (Insecta, Coleoptera)*

par Jean-Pierre LUMARET

Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry
B.P. 5043 — 34032 MONTPELLIER Cedex 1

MOTS-CLÉS : Scarabaeoidea - Coprophage - Réserves alimentaires - Sécheresse - Comportement - Nidification.

KEY-WORDS : Scarabaeoidea - Coprophagy - Drought - Nesting behaviour.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Pour assurer leur cycle biologique, les Scarabéides coprophages doivent pouvoir disposer pour eux-mêmes et leur descendance, pendant suffisamment de temps, d'une nourriture qui par ses caractéristiques s'avère extrêmement sujette à la dessiccation.

Dans ces conditions diverses stratégies ont été sélectionnées, qui tendent toutes à assurer la survie des larves : développement libre de celles-ci à l'intérieur des excréments les plus volumineux, choix de la saison de ponte où la dessiccation des bouses est ralentie, enfouissement de réserves, cleptoparasitisme dans les milieux extrêmes. Une certaine plasticité comportementale permet à la même espèce de faire face à des situations différentes.

L'utilisation de la matière organique dans les écosystèmes terrestres et son recyclage font l'objet d'un enchaînement complexe de processus dans lesquels interviennent les micro-organismes et la faune édaphique, aussi bien à la surface que dans les horizons supérieurs du sol. Par leur activité, les Arthropodes modifient l'état de cette matière, précédant ou complétant l'action des microorganismes et participant indirectement à la régulation de leurs populations (MAC FADYEN, 1964 ; ATHIAS-BINCHE, 1977 ; LUSSENHOP *et al.*, 1980 ; WAUTHY, 1982).

Dans les systèmes pâturés, une grande partie de la production primaire prélevée par le bétail est restituée sous forme d'excréments solides. Ceux-ci contiennent, outre les déchets métaboliques de l'animal, une fraction non assimilée de la matière végétale ingérée et de très nombreux microorganismes (par exemple, 10^{11} bactéries, 10^6 éléments mycéliens et 10^{10} Actinomycètes par ml de crotin de brebis ; $2 \cdot 10^7$ cellules de levures par gramme de bouse de vache, d'après PUTMAN, 1983).

Il est nécessaire pour le bon fonctionnement de tels systèmes que les excréments soient vite utilisés et transformés, car sinon ils immobilisent longtemps en surface une fraction importante de matière organique (donc de l'énergie potentielle) et une part non négligeable d'éléments minéraux (LANÇON, 1978). En effet une brebis rejette chaque jour en poids frais environ 2 kg de fèces, tandis qu'un bovin dépose en moyenne 12 bouses par jour, soit 20 kg frais.

SUMMARY (Review paper)

Drought and behaviour of coprophagous Scarabaeidae (Insecta, Coleoptera)

Dung represents a transient source of food for insects (imagines and larvae stages) as it dries within several hours or days.

Consequently dung beetles have developed diverse behaviours, tending to remove this material as quickly as possible from other consumers and the unfavourable action of the habitat (mainly drought). Some species oviposit inside dung in mesic conditions (mostly Aphodidae spp.), whereas other groups dig tunnels in drier situations. In extreme areas, few species have developed a cleptoparasitic behaviour to the detriment of tunnellers; however such behaviour is not obliged and may depend on the season or the soil moisture.

Ces excréments occupent au sol une surface qui peut devenir considérable s'ils s'accumulent. Cela a été illustré d'une manière spectaculaire par le cas de l'Australie où les processus normaux de disparition des fèces n'ont pas fonctionné après l'introduction de bétail originaire d'Europe, ceci à la suite de l'inadéquation de la faune endémique des Arthropodes, consommateurs des excréments secs et fibreux des Marsupiaux, lorsque celle-ci a été confrontée à l'utilisation des excréments riches en eau des Ongulés placentaires. Alors que les boulettes fécales des Marsupiaux ne demeurent pas longtemps inemployées grâce à leur utilisation par quelque 250 espèces de Scarabéides coprophages, la situation est très différente pour les bouses de Bovides. Celles-ci sont rarement attractives et ne sont que très partiellement utilisées pendant une courte période de l'année. Aussi séchent-elles et durcissent-elles rapidement, leur structure et leur consistance demeurant inchangées durant de longs mois, voire des années, avant que les agents climatiques, le plus souvent les fortes pluies, viennent à bout. Cette situation a conduit à rendre inutilisable près de 20 % de la surface des pâturages australiens, soit environ 1 million d'hectares chaque année (WATERHOUSE, 1974). La teneur en eau et la composition de la matière fécale apparaissent ainsi comme des facteurs importants contrôlant son utilisation par les différents taxons d'insectes, indépendamment de toute contrainte climatique.

D'une manière générale, les facteurs climatiques qui affectent le plus la distribution spatiale et temporelle des Scarabéides sont la température et les précipitations. La plupart

* Conférence donnée aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988.

des espèces se rencontrent là où les précipitations dépassent 250 mm par an (MATTHEWS, 1975). L'activité des adultes est souvent restreinte aux périodes à la fois les plus humides et les plus chaudes de l'année, les périodes défavorables pouvant être passées sous la forme de larves, de nymphes, ou même d'oeufs comme dans le cas de *Bubas bison* L. (KIRK, 1983). Bien que ces insectes ne se rencontrent pas dans les zones totalement arides, quelques-uns cependant ont colonisé avec succès des régions xériques en mettant en oeuvre des stratégies parfois très originales pour utiliser les excréments avant leur complète dessiccation. MATTHEWS (1972, 1975), par exemple, a décrit le comportement de certains *Onthophagus* australiens phorétiques des kangourous qui utilisent les excréments de ceux-ci qui contiennent ordinairement très peu d'eau. Ces Coléoptères disposent de griffes modifiées leur permettant de s'accrocher aux poils autour de la région anale de leur hôte, où ils attendent les défécations. Ils se laissent tomber sur le sol en même temps que les boulettes fécales et les enfouissent très rapidement avant que celles-ci n'aient le temps de se dessécher.

Dans tous les cas les excréments représentent à la fois un micro-biotope dont les caractéristiques évoluent avec le temps, et une ressource qui, si elle peut localement être abondante, n'en reste pas moins éphémère et fugace, dans la mesure où elle s'altère très vite. La dessiccation des excréments empêche en effet leur utilisation ultérieure par la plupart des insectes coprophages. Les imagos utilisent particulièrement cette ressource pour leur propre usage, mais surtout pour la nourriture de leurs larves. Compte-tenu de la diversité des situations climatiques dans lesquelles les excréments peuvent être émis, on peut donc s'attendre à ce que les Scarabéides aient développé des adaptations à la fois biologiques et comportementales très diverses pour faire face à ces contraintes, la matière fécale devant rester consommable durant un laps de temps suffisamment long pour permettre le développement larvaire.

Dans les conditions de climat méditerranéen, la sécheresse estivale ralentit l'activité globale des insectes, à l'inverse de ce que l'on peut observer dans les régions tempérées. Par contre la vitesse de dessiccation des excréments se trouve accélérée durant cette période. Le paramètre «sécheresse» est donc essentiel dans les deux cas, et il est certainement l'un des

principaux facteurs qui ont conduit les Scarabéides à adopter d'aussi nombreuses stratégies pour l'utilisation de ce type de ressource. Au moins deux échelles de temps sont à prendre en considération pour en faire l'analyse, l'une de quelques heures à quelques jours correspondant à la dessiccation complète de l'excrément, l'autre correspondant aux changements saisonniers.

I — MODALITÉS DE DESSICCATION DES EXCRÉMENTS

Les bouses de vaches et des crottins de brebis représentent les deux principales sources d'excréments disponibles pour les insectes en Europe méditerranéenne.

La teneur en eau au sein d'une bouse varie selon son âge et son épaisseur, mais on observe toujours un gradient croissant d'humidité entre la surface et le centre de l'excrément. Les bouses évoluent assez vite, surtout en été, leur dessiccation amenant à la différenciation de 3 zones : la croûte, la zone intermédiaire et la zone profonde (Fig. 1, d'après LUMARET, 1975). Lors de son émission, la bouse est une substance pâteuse, de texture homogène, contenant environ 85 % d'eau. De couleur brun à jaune clair, elle constitue un milieu fortement réducteur. Progressivement la croûte se différencie, sèche et parfois cassante, contenant 10 à 40 % d'eau, séparée de la zone profonde (la plus humide) par la zone intermédiaire. Ce niveau, qui contient 60 à 70 % d'eau, est de couleur brun foncé par suite de son oxydation rapide grâce à un dense réseau de galeries creusées par les insectes qui permet une bonne aération. Au fur et à mesure du vieillissement de l'excrément, la croûte s'épaissit au détriment de la zone intermédiaire qui elle-même s'épaissit, repoussant progressivement vers l'intérieur la zone profonde dont le volume s'amenuise (LUMARET, 1975).

Ce processus d'évolution est d'autant plus rapide que la bouse est petite, que les insectes sont nombreux et que le climat et le sol sous-jacent sont chauds et secs. En hiver la dessiccation est plus lente. Ainsi dans les garrigues du Sud de la France le dessèchement complet d'une grosse bouse (3-4

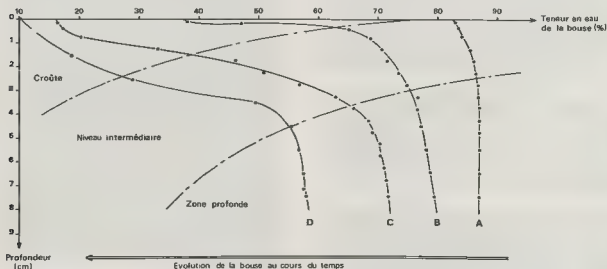


FIG. 1 — Modification de la structure et de la teneur en eau (en %) d'une bouse de 3 kg (poids frais) au cours du temps (en hiver, climat méditerranéen sub-humide) : A : 24 heures après l'émission de la bouse ; B : 3 semaines, C : 6 semaines, D : 10 semaines (d'après LUMARET, 1975).

kg) déposée en hiver demande 2 à 3 mois ; en été le dessiccation et le durcissement complet sont accomplis en 2 à 3 semaines

Les modalités de dessiccation des fèces de brebis sont différentes. Les brebis émettent deux formes d'excréments : des crottins compacts, de taille et de poids variables (entre 7,5 g et 60 g de matière sèche) et des grains isolés ou à peine adhérents les uns aux autres, dont le poids sec moyen est de l'ordre de 0,1 g.

Au printemps les brebis rejettent proportionnellement plus de crottins pâteux que de grains, leur nourriture étant essentiellement constituée de végétaux en cours de croissance, riches en eau. En été la proportion de grains est au contraire très élevée. Les valeurs du rapport surface/volume de ces deux types de fèces expliquent les modalités différentes de dessiccation entre ces deux formes et ainsi les performances variables enregistrées dans leur utilisation par les insectes. Au moment de leur émission, les deux formes ne diffèrent pas significativement l'une de l'autre quant à leur teneur initiale en eau. Cependant très vite des différences vont apparaître, le taux de dessiccation dépendant de la forme et de la masse initiale des fragments émis. C'est pourquoi en été, dans des conditions atmosphériques très moyennes (t° au sol de 25°C ; humidité atmosphérique de 60 %), des grains isolés perdent en moyenne 55 % de leur eau en 3 heures seulement (Fig. 2); durant le même laps de temps, des grains simples mais rassemblés au sol en amas (100 g au total, poids frais) ne perdent en moyenne que 37 % de leur eau, tandis que les crottins perdent entre 24 % et 13 % de leur eau, selon leur taille initiale (LUMARET & KIRK, 1987).

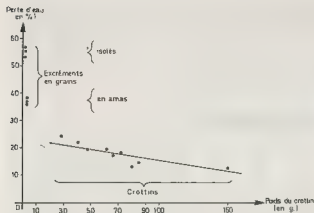


FIG. 2. — Perte relative (en %) de l'eau libre contenue dans des excréments de brebis trois heures après leur émission, en fonction du poids frais initial et de la forme des fèces (d'après LUMARET, 1988).

En fait, assez rapidement la perte en eau n'est plus une fonction linéaire du temps à cause de l'apparition d'une croûte qui isole relativement bien l'intérieur de l'excrément du milieu extérieur. Par ailleurs, si l'humidité atmosphérique le permet, une phase de réhydratation partielle de l'excrément peut succéder à la phase initiale de dessèchement. Les boulettes fécales peuvent ainsi se réhydrater en cas de rosée et redevenir très temporairement attractives pour les insectes, ou être utilisables par leurs larves.

Or lorsqu'un excrément de brebis a perdu plus de 50 % de son eau, il n'attire quasiment plus aucun insecte. Ainsi la durée d'attractivité des grains isolés est-elle d'autant plus brève que le temps est chaud et sec, ce qui est le cas de la fin du

printemps au début de l'automne en région méditerranéenne. Les grains isolés sont donc très vite délaissés au profit des grains en amas et des crottins qui constituent en fait la principale source de nourriture des insectes durant la majeure partie de l'année.

De la sorte les excréments déposés en avril disparaissent rapidement, près de 5 % des crottins étant utilisés dès le premier mois, contre seulement 27 % en moyenne pour les grains. La quasi totalité de cette matière déposée au printemps disparaît en moins de huit mois. Par contre les fèces déposées en été ont une vitesse de disparition moindre du fait de la sécheresse qui freine fortement leur utilisation immédiate. C'est pourquoi, malgré une réhumectation fréquente à partir de l'automne due aux pluies, entre 30 % et 50 % des excréments d'été demeurent encore à la surface du sol 8 mois après leur dépôt.

II — PRINCIPALES STRATÉGIES D'UTILISATION DES EXCRÈMENTS PAR LES SCARABÉIDÉS

En réponse aux contraintes du milieu et aux modalités de dessiccation des divers excréments, les insectes Scarabéides ont développé plusieurs stratégies pour utiliser aussi vite que possible cette ressource temporaire.

Certains insectes colonisent directement l'excrément dès son émission et pondent à l'intérieur. Les larves se développent au sein de la masse stercorale, puis migrent dans le sol pour s'y nymphoser. Cette stratégie est le fait de beaucoup d'Aphodides, dont les femelles compensent la non-protection de leurs œufs par une forte fécondité. Comme le développement des larves requiert souvent plusieurs semaines, il est nécessaire que durant toute cette période l'excrément demeure humide. Un tel comportement constitue une variante de la nidification endocopride des Scarabaeinae (BORNEMISSZA, 1969). Cependant, contrairement à la nidification endocopride vraie, il n'y a là pas de nid confectionné par la femelle, pas de pilule alimentaire destinée aux larves, et celles-ci sont libres de se déplacer au sein de la masse stercorale.

Les Geotrupidae et les Coprinae s'affranchissent en partie des contraintes hydriques en creusant sous l'excrément un nid parfois profond (jusqu'à 1,50 m de profondeur) qui limite la dessiccation des réserves destinées aux larves. Ce type de nidification est qualifié de paracopride (BORNEMISSZA, 1969). Le travail de fouissement nécessite un sol suffisamment humide mais bien drainé, l'excès d'eau étant tout aussi néfaste aux insectes qu'une trop forte sécheresse (LUMARET, 1983 a). La masse stercorale brute soustraite à la concurrence des autres espèces est ensuite fractionnée en boules ou boudins qui reçoivent chacun un œuf ; la taille de chaque réserve de nourriture est suffisante pour le complet développement de la larve à l'abri des contraintes hydriques. Les Scarabaeinae ont développé une variante à cette stratégie en confectionnant une grosse boule de matière stercorale humide qui est ensuite roulée à distance avant d'être enfouie dans une chambre souterraine. Cette boule peut être ensuite fractionnée en boules plus petites recevant chacune un œuf (HEYMONS & LENGGERKEN, 1929, SATO & IMAMORI, 1986, 1987). Cet important investissement en temps et en énergie dans la nidification augmente considérablement les chances de survie de la descendance et permet une forte réduction du nombre d'œufs pondus par rapport aux Aphodidae (HALFFTER & EDMONDS, 1982). D'ailleurs les femelles de Scarabaeinae n'ont plus qu'un seul ovaire, avec un seul ovariole fonctionnel.

En Europe moyenne et en montagne, l'activité des insectes est continue, du printemps à l'automne. Beaucoup d'espèces se reproduisent durant l'été lorsque la température est maximale. Les conditions édaphiques et climatiques permettent la disponibilité continue du même excrément durant de longues périodes, son humectation par capillarité à partir du sol contrebalançant en partie l'évaporation. Cela permet aux espèces à développement sub-endocopride (Aphodiidae) d'être largement majoritaires dans ces régions, en particulier dans les stations humides ou mal drainées d'où sont exclues la plupart des espèces fousseuses à terriers profonds. Ainsi en Belgique et en Pologne les Aphodiidae représentent respectivement 72 % et 73 % de toutes les espèces de Scarabéides coprophages (Tableau I). L'apparition d'une période de sécheresse estivale bien marquée réduit la durée d'utilisation des excréments, favorisant au contraire les stratégies d'enfouissement de réserves destinées aux larves. Le cas de la France, partagée entre un climat tempéré et humide au Nord et à l'Ouest et un climat de type méditerranéen au Sud est exemplaire à cet égard. Il est significatif que les espèces sub-endocoprides, qui représentent globalement en France 62 % de toutes les espèces coprophages, aient une fréquence de 71,5 % dans le Nord et sur le littoral atlantique (valeurs comparables à celles de la Belgique ou de la Pologne), alors que leur fréquence tombe à 52 % en région méditerranéenne, c'est-à-dire une valeur globalement comparable à celles de l'Espagne (56 %) ou du Maroc (57 %).

La phénologie des Scarabéides coprophages méditerranéens reflète aussi leur remarquable adaptation à la sécheresse estivale, avec un déplacement de leur activité de part et

d'autre de cette période critique. On observe ordinairement en garrigues deux pics d'activité, l'un majeur en fin de printemps (Mai-Juin), et l'autre, plus réduit, en automne. Le premier pic correspond à la période de reproduction de la plupart des espèces ; le second, qui coïncide avec l'arrivée des fortes pluies automnales, traduit l'émergence de nombreux insectes immatures. Durant l'été le nombre d'insectes diminue considérablement, même si le nombre d'espèces rencontrées reste encore élevé (LUMARET, 1983 a ; LUMARET & BERTRAND, 1985).

1. CAS DES APHODIIDAE

Les Aphodiidae sont certainement le groupe dont la plasticité écologique est la plus grande en regard des contraintes hydriques dues au climat et/ou à la nature de l'excrément.

Beaucoup d'espèces méditerranéennes (cas d'*Aphodius luri-dus* F. par exemple), qui exploitent au printemps et en été les crotins de brebis dont la durée d'utilisation est très brève, ont abandonné le type de nidification sub-endocopride majoritaire chez les Aphodiidae. Elles déposent simplement leurs oeufs à l'interface sol-excrément. Dès son éclosion la larve se creuse elle-même un terrier rudimentaire, l'agrandit au fur et à mesure de sa croissance et l'approvisionne à partir de la surface (LUMARET, 1983 b). Il n'est plus nécessaire dans ce cas que la matière fécale soit très humide, l'approvisionnement par la larve se faisant d'une manière échelonnée et aperiodique dès qu'une phase pluvieuse ou que la rosée

TABLEAU I

Distribution des fréquences relatives (%) des principales familles de Scarabéides coprophages selon un gradient latitudinal

Pays	Familles et modes de nidification			Nombre total d'espèces	Références
	Scarabaeinae (télécoprides)	Coprinae Geotrupidae (paracoprides)	Aphodiidae (sub-endocoprides)		
Pologne	1.5	25	73.5	115	STEBNICKA, 1976
Belgique	2	26	72	76	JANSENS, 1960
France :					
— Total	7	31	62	142	PAULIAN & BARAUD, 1980
— Nord et Ouest	0	24.5	71,5	49	id. ; NORGUET, 1863
— Alpes	0	21	79	33	LUMARET (unpubl.)
— région méditerranéenne	9.5	38.5	52	96	LUMARET (unpubl.)
Espagne :					
— total	7.5	36,5	56	162	BAGUENA, 1967 ; BARAUD, 1977
— région méditerranéenne	9	37	54	135	BAGUENA, 1967, BARAUD, 1977
Maroc (total)	8	37	57	219	BARAUD, 1985

réhydratent suffisamment le sol et l'excrément sus-jacent. Lorsque le sol se dessèche à nouveau la larve, qui est protégée dans son terrier, cesse toute activité ; elle est ainsi capable de supporter plusieurs semaines de jeûne. On retrouve un tel comportement reproducteur chez plusieurs espèces alpines lorsqu'elles exploitent des excréments de petite taille (brebis, marmotte). C'est le cas en particulier d'*Aphodius obscurus* F. qui ne pond au sein même de l'excrément que lorsque sa taille est suffisante (bouses par exemple), les larves se développant à l'intérieur ; sinon la ponte a lieu sous l'excrément et les larves se creusent leur terrier.

La protection de la ponte contre la dessiccation est mieux assurée encore chez d'autres *Aphodius* méditerranéens dont la nidification tend à rejoindre celle des paracoprides. Dans ce cas la femelle creuse directement sous l'excrément des galeries verticales ou obliques de 3 à 10 cm de profondeur qu'elle approvisionne à l'intention de ses larves. Ce nid ramifié ressemble en réduction à celui de certains Géotrupes primitifs, les oeufs étant pondus dans de petites cellules individuelles, en dessous ou à côté de la nourriture emmagasinée. ROJEWSKI (1983) a décrit un tel comportement chez *Aphodius* (*Colobopter*) *erraticus* L. JERATH et UNNY (1965) avaient déjà signalé un tel comportement chez d'autres *Colobopter* du Nigéria, en particulier *A. (Colobopter)* *senegalensis* Klug, et *A. (Colobopter)* *maculicollis* Reiche. Ce mode de nidification peut être interprété comme une adaptation à la sécheresse.

Tous les *Aphodius* méditerranéens n'ont pas développé de telles stratégies et certains ont conservé une nidification de type sub-endocopride. Ils ont dû cependant inverser totalement leur cycle biologique par rapport à celui de la majorité des autres espèces de manière à bénéficier de la période la plus favorable où la vitesse de dessiccation des excréments est minimale. Leur activité se retrouve ainsi centrée sur les mois les plus frais et humides de l'année. C'est le cas d'*Aphodius constans* Duft qui exploite les bouses durant l'hiver dans le Sud de la France. La ponte débute selon les années entre décembre et février et se poursuit jusqu'en mars ou même avril si le printemps n'est pas très précoce (LUMARET, 1975). Les conditions de dépôt des oeufs sont très strictes et dépendent étroitement du degré d'humidité de la bouse. Les oeufs sont pondus dans des limites très étroites (entre 55 et 75 % d'humidité), avec un optimum vers 68 %. Ces seuils correspondent très précisément à la zone intermédiaire de la bouse située entre la croûte, trop sèche, et la zone profonde, trop humide et pas assez oxygénée (Fig. 3). Les larves, dès leur naissance, s'enfoncent dans l'intérieur de la bouse, leur progression suivant l'évolution de celle-ci et l'épaississement de la zone intermédiaire au détriment de la zone profonde. Les larves qui ne progressent pas suffisamment vite finissent par être rejointes par le front de dessiccation et se trouvent emprisonnées entre les fibres durcies et entremêlées de la croûte. Elles cessent de s'alimenter et meurent rapidement. Dans les conditions habituelles, les femelles d'*Aphodius constans* n'arrivent pas toutes ensemble dans le même excrément pour y déposer leurs oeufs. Selon le moment de leur arrivée, chacune trouve la bouse à un degré d'évolution correspondant aux stades A, B, C ou D définis dans la figure 1. Comme la zone d'humidité optimale se déplace vers l'intérieur au cours du temps, les oeufs sont ainsi pondus de plus en plus profondément. Ceux déposés près de la surface étant nécessairement les plus anciens, les larves qui en sont issues, lorsqu'elles s'enfoncent, retrouvent aux niveaux les plus profonds les larves les plus jeunes ainsi que les oeufs fraîchement pondus. Une concurrence sévère entre les différents stades larvaires entraîne souvent l'élimination d'une partie des plus jeunes larves. Cependant un tel échelonnement du processus de ponte dans une même bouse est hautement profitable à l'espèce car, dans l'hypothèse d'un dessèchement intense durant une courte période de temps chaud et sec, la mortalité n'affecte que les individus les plus proches de la surface, les oeufs et les larves les plus jeunes étant préservés.

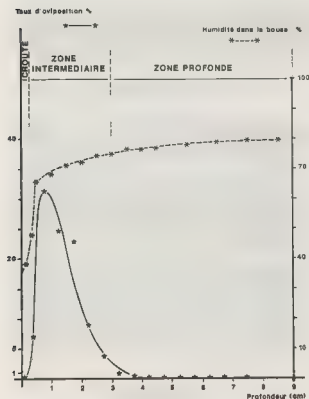


FIG. 3. — Taux d'oviposition chez *Aphodius constans* Duft. en fonction du taux d'humidité dans la bouse (d'après LUMARET, 1975, et données non publiées)

Une autre stratégie utilisée par les *Aphodius* est le cleptoparasitisme, ou plutôt la stratégie «coucou». Il s'agit du comportement de certaines espèces qui utilisent les réserves accumulées par d'autres Scarabéides. Cette stratégie est utilisée comme une alternative par des *Aphodius* qui se rencontrent toute l'année en région sahélienne. Durant la saison humide ces espèces sont des sub-endocoprides stricts qui se développent normalement au sein des bouses de zébu, à la manière d'*Aphodius constans* en France (ROUGON & ROUGON, 1980) Mais dès qu'arrive la saison sèche ces *Aphodius*, incapables de survivre dans les conditions thermiques et hydriques qui règnent à l'intérieur des bouses, parasitent les nids des gros Scarabaeinae paracoprides qui enfouissent rapidement des réserves en profondeur dans le sol où les conditions sont moins drastiques. Les *Aphodius* sont soit descendus passivement par les Scarabaeinae au moment de la confection de leur nid, soit recherché activement la matière stercorale déjà enterrée. Les larves parasitées sont éliminées et remplacées par les larves d'*Aphodius*. D'après ROUGON et ROUGON (1980), le passage d'un type de comportement à l'autre est très rapide et intervient dès que la sécheresse s'établit.

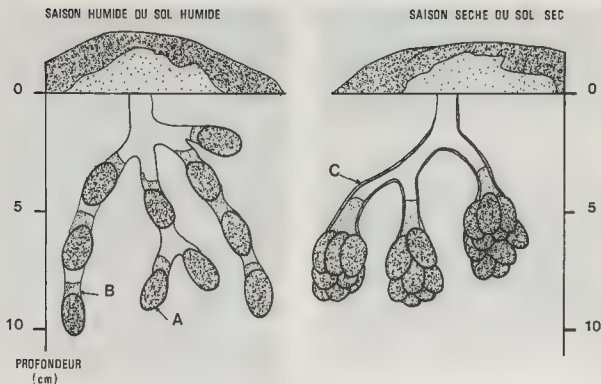


FIG. 4. — Structure du nid d'*Euoniticellus intermedius* (Reiche) en sol humide (à gauche) et dans un sol sec (à droite). A : réserves de nourriture; B : bouchon de terre; C : partie du puits d'accès consolidée avec de la bouse (d'après ROUGON, 1973, et BARKHOUSE & RIDSDILL-SMITH, 1986, modifié)

2. CAS DES COPRINAE

Malgré une architecture des nids en général relativement bien définie et qui a fait l'objet d'une typologie assez précise (HALFFTER & EDMONDS, 1982; CAMBEFORT & LUMARET, 1983) les Coprinae font preuve également d'une plasticité comportementale qui leur permet d'utiliser au mieux les excréments dans diverses conditions d'humidité du climat et du sol. BARKHOUSE et RIDSDILL-SMITH (1986) ont décrit les comportements nidificateurs de deux espèces africaines, *Onthophagus binodis* Thunberg et *Euoniticellus intermedius* (Reiche), introduites dans le Sud-Ouest de l'Australie, région à climat méditerranéen avec un hiver frais et humide et un été chaud et sec. Lorsque le sol est humide (4 % d'eau par rapport au poids sec de terre), ou moyennement humide (2 %), *E. intermedius* creuse un réseau de galeries et emmagasine plusieurs boulettes de nourriture contenant chacune un oeuf dans chaque galerie, les boulettes étant séparées par de la terre (Fig. 4). Lorsque le sol est sec (1 % d'eau), l'architecture du nid change : toutes les boulettes de nourriture sont confluentes et comme disposées en bouquets. En outre les galeries d'accès aux bouquets sont tapissées d'excréments, ce qui a pour effet de prévenir les éboulements. On retrouve au Niger chez cette espèce le même changement d'architecture du nid entre la saison humide et la saison sèche (ROUGON & ROUGON, 1983). D'autres espèces pratiquent également cette stratégie. La promiscuité entre les boulettes de nidification au sein des bouquets réduit considérablement le rapport surface/volume de l'ensemble et par ce fait la dessiccation, ce qui a très vraisemblablement pour effet d'augmenter le taux de survie des larves (BARKHOUSE & RIDSDILL-SMITH, 1986).

CONCLUSION

Beaucoup des ajustements comportementaux des Scarabéides peuvent en définitive être considérés comme une réponse adaptative à la sécheresse, qu'elle soit saisonnière, édaphique ou qu'elle concerne la dessiccation des excréments. Dans tous les cas les insectes sont amenés à tenir compte très rapidement de ce facteur qui contribue à modifier les conditions microclimatiques, rendre plus difficiles les processus de fouissement et rendre encore plus précaire l'utilisation d'une ressource alimentaire extrêmement fugace dont la texture et l'humidité contrôlent la ponte et la survie de la descendance.

Des modifications du cycle biologique et la mise en oeuvre de stratégies reproductrices variées permettent aux Scarabéides de faire face avec succès à la plupart des situations. Elles contribuent à la grande réussite de ces insectes, distribués sur tous les continents et qui éliminent habituellement de manière extrêmement efficace les dépôts d'excréments, empêchant que ceux-ci ne deviennent un goulot d'étranglement dans les processus de recyclage de la matière organique des écosystèmes pâturés.

RÉFÉRENCES

- ATHIAS-BINCHE, F., (1977). — Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acanna : Anactinotrichida). Exemple de la hétraie de la Tillaisie en forêt de Fontainebleau. *Ecol. Bull. Stockholm*, 25 : 36-44.

- BAGUENA CORELLA, L., (1967). — *Scarabaeoidea de la fauna ibérico-baleár y pyrenáica*. Instituto Español de Entomología, Madrid, 576 p
- BARAUD, J., (1977). — Coleoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale. Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule ibérique. *Nouv. Rev. Ent. (Suppl.)*, 7 (3) 1-352.
- BARAUD, J., (1985). — *Coleoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï*. Encyclopédie Entomologique, XLVI, Lechevalier, Paris, 652 p
- BARKHOUSE, J., RIDSDILL-SMITH, T.J., (1986). — Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thunberg and *Eumitellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera : Scarabaeinae). *J. Aust. ent. Soc.*, 25 : 75-78
- BORNEMISSZA, G.F., (1969). — A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 9 : 223-225
- CAMBEFORT, Y., LUMARET, J.P., (1983). — Nidification et larves des Onitellini afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 : 542-569
- HALFFTER, G., EDMONDS, W.D., (1982). — *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological approach*. Publ. 10, Instituto de Ecología, Mexico, 177 p.
- HEYMONS, R., Von Lengerken, H., (1929). — Biologische untersuchungen an coprophagen Lamellicornien. I. Nahrungserwerb und Fortpflanzungsbiologie der Gattung *Scarabaeus* L. *Z.f. Morph. u. ökol. d. Tiere*, 14 : 531-613.
- JANSSENS, A., (1960). — *Faune de Belgique. Insectes Coléoptères Lamellicornes*. Patrimoine Institut royal Sciences naturelles Belgique. Bruxelles, 412 p.
- JERATH, M.L., UNNY, K.L., (1965). — Larvae of six species of genus *Aphodius* from Eastern Nigeria (Coleoptera : Scarabaeidae). *Coleopt. Bull.*, 19 (3) : 91-95.
- KIRK, A.A., (1983). — The biology of *Bubas bison* (L.) (Coleoptera : Scarabaeidae) in southern France and its potential for recycling dung in Australia. *Bull. ent. Res.*, 73 : 129-136
- LANÇON, J., 1978. — Les restitutions au pâturage et leurs effets. *Fourrages*, 75 : 55-88.
- LANÇON, J., 1978. — *idem*, 75 : 91-122.
- LUMARET J.P., (1975). — Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilus) constans* Duft (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25 (2), sér. C : 267-282.
- LUMARET, J.P., (1983a). — Structure des peuplements des coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française : relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces (Col.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 : 481-495.
- LUMARET, J.P., (1983b). — La nidification des Trox (Col. Scarabaeoidea Trogidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 : 594-596
- LUMARET, J.P., (1988). — Les échelles de temps et d'espace dans l'analyse des conditions d'enfouissement de la matière organique par les insectes coprophages en région méditerranéenne. In : B. HUBERT & N. GIRAULT (édit.), *De la rouffe d'herbe au paysage : Troupeaux et territoires : Échelles et Organisation*. INRA-SAD : 145-159
- LUMARET, J.P., BERTRAND, M., (1985). — L'effet de reposoir sur les Arthropodes édaphiques, conséquence d'une accumulation excessive d'excréments dans les zones pâturées. *Bull. Ecol.*, 16 (1) : 55-62.
- LUMARET, J.P., KIRK, A., (1987). — Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera : Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 24 : 1-50.
- LUSSENHOP, J., KUMAR, R., WICKLOW, D.T., ELLOYD, J.E., (1980). — Insects effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos*, 34 : 54-58
- MACFADYEN, A., (1964). — Relations between mites and microorganisms and their significance in soil biology. *1st International Congress of Acarology Proceedings. Acarologia*, 6 : 147-149.
- MATTHEWS, E.G., 1972. — A revision of the scarabaeine dung beetles of Australia. I. Tribe Onthophagini. *Aust. J. Zool.* (Suppl. ser.), 9 : 3-330
- MATTHEWS, E.G., (1975). — La biogeografía ecológica de los escarabajos del estiércol. *Acta Politécnica Mexicana*, 16 (72) : 89-98
- NORGUET (A. de), (1863). — *Catalogue des Coléoptères du département du Nord*. Imprimerie Danel, Lille, 197 p
- NORGUET (A. de), (1867). — *Supplément au catalogue des Coléoptères du département du Nord*. Imprimerie Danel, Lille, 48 p
- PAULIAN, R., BARAUD, J., (1982). — *Faune des Coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Encyclopédie Entomologique, XLIII, Lechevalier, Paris, 478 p
- PUTMAN, R.J., (1983). — *Carrion and dung. The decomposition of animal wastes*. Studies in Biology n°156, Edward Arnold, London, 62 p
- ROJEWSKI, C., (1983). — Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. ent. Pol.*, 53 (3) : 271-279
- ROUGON, D., ROUGON C., (1980). — Le cleptoparasitisme en zone sahélienne : phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C.R. Acad. Sc. Fr. Paris*, 291 (D) : 417-419
- ROUGON, D., ROUGON C., (1983). — Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 : 496-513
- SATO H., IMAMORI M., (1986). — Nidification of an African Ball-roller Scarab, *Scarabaeus platynotus* Bates (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyu, Tokyo*, 54 (2) : 203-207.
- SATO, H., IMAMORI, M., (1987). — Nesting behaviour of a subsoil ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 12 : 415-425
- STEBNICKA, Z., (1976). — Klucze do oznaczania owadów Polski. XIX. Coleoptera. 28 a : Scarabaeidae. *Polskie Towarzystwo Entomologiczne*, Warszawa, 89 : 1-140
- WATERHOUSE, D.F., 1974. — The biological control of dung. *Sci. Am.*, 230 : 100-109.
- WAUTHY, G., 1982. — Revue critique des relations entre la faune, la matière organique et les microorganismes dans les horizons organiques forestiers. *Agronomie*, 2 (7) : 667-675

ÉCOLOGIE ET ADAPTATIONS DES SOCIÉTÉS DE TERMITES EN AFRIQUE TROPICALE ARIDE*

par Michel LEPAGE

Laboratoire d'Écologie, UA 258, École Normale Supérieure,
46 rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Termites - Comportement social - Adaptation - Milieu aride - Afrique tropicale.

KEY-WORDS : Termites - Social behaviour - Adaptation - Arid environment - Tropical Africa.

RÉSUMÉ (Article de synthèse)

Les stratégies mises en oeuvre par les sociétés de termites, afin de s'adapter au milieu aride, dépendent étroitement du comportement social qui leur permet de s'affranchir des conditions externes. Ce comportement est mis particulièrement en valeur lors de la construction du nid, la récolte de nourriture et la partition du budget énergétique. La société de termites peut être considérée comme un système homéostatique, dont l'équilibre dépend de la mise en place «d'effets retards» avec le milieu extérieur.

SUMMARY (Review paper)

Ecology and adaptation of termites societies in arid tropical Africa

The adaptation of termites societies to their arid environment is closely related to their social behaviour. This behaviour is clearly seen in nest building, foraging activities and energy budget partitioning. Termite society could be considered as an homeostatic system, which equilibrium rely on the establishment of «delays» in the effect of external conditions.

INTRODUCTION

Il existe une apparente contradiction entre la fragilité de l'individu termite, qui meurt rapidement lorsqu'il est isolé de son groupe et la répartition actuelle de l'ordre, sous des climats parfois très arides ou même désertiques. Les termites ont colonisé tous les milieux, y compris les ergs désertiques du Sahara, caractérisés par une absence presque totale de pluies durant de longues périodes et où ne se rencontre qu'une végétation éphémère.

Cette faculté remarquable d'adaptation à des conditions extrêmes réside peu dans des particularités physiologiques des espèces, comme la plupart des autres organismes de ces milieux. L'adaptation des termites résulte essentiellement de leur éthologie et de leur comportement social, qui leur permet de s'affranchir des conditions externes. La base du succès des termites dans les écosystèmes tropicaux se situe dans une combinaison évolutive d'associations symbiotiques complexes avec leur organisation sociale.

De cette conjonction découlent une diversité et une souplesse des fonctions assurées par les termites dans les écosystèmes. L'organisation sociale intègre à la fois le comportement des individus et les propriétés démographiques de la population, tous deux propriétés émergentes (selon WILSON, 1971). Le polymorphisme social constitue l'une des

bases de l'adaptation des sociétés de termites à leur environnement (NOÏROI, 1982). Pour ces insectes, le polymorphisme résulte à la fois de leur développement hémi-métabole et de leur fondation de sociétés à partir d'un couple bisexué (mâle et femelle, à la différence de ce que l'on rencontre par exemple chez les Hyménoptères).

I — LE NID DES TERMITES

Une société de termites se caractérise par son nid, construit par la caste des ouvriers. Ce nid, hypogé, épigé ou arboricole, constitue un microclimat spécial avec des conditions particulières de température, d'humidité et d'échanges gazeux. Il va permettre à l'espèce qui le construit de se maintenir dans un environnement *a priori* défavorable. Pour une espèce dans un environnement donné, l'architecture et les dimensions d'un nid représentent certainement un compromis entre l'action des facteurs externes et le métabolisme de la société. En particulier, les échanges gazeux entre la société et le milieu extérieur semblent primordiaux (RUELLE, 1964 ; JOSENS, 1971, 1972).

a) Les nids hypogés

Ces nids présentent fréquemment une structuration, selon la profondeur, des unités qui les constituent. C'est le cas du

* Conférence donnée aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988.

nid d'*Anacanthotermes* de la région de Béni-Abbès au Sahara décrit par GRASSE (1984), qui présente dans sa partie supérieure plusieurs étages de chambres plates superposées, plus ou moins remplies de fétus de plantes variées tandis que la population se situe plus en profondeur (65 cm et plus) et le couple royal à plus d'un mètre de la surface. De fait, dans un sol sableux sec, une profondeur de 50 cm suffit à atténuer sensiblement les effets du climat extérieur (LEPAGE 1974).

De même le nid d'*Hodotermes mossambicus*, espèce du Veld sud-africain, peut atteindre 7 m sous le sol (COATON & SHEASBY, 1975). Ce nid est également polycalique : greniers à provision vers la surface du sol et calies contenant la population en profondeur.

Les espèces souterraines montrent également des migrations saisonnières de leurs populations selon la saison. Le même schéma se retrouve dans la stratification verticale des meules à champignons qui constituent les réserves de nourriture des Macrotermitinae de la zone éthiopienne : répartition près de la surface en saison des pluies et en profondeur durant la saison sèche (WOOD *et al.*, 1977).

b) Les nids épigés

Ils isolent la société du climat extérieur. Dans le cas des termitières de *Trinervitermes*, leur architecture assez simple ne permet pas une régulation thermique correcte pendant la saison sèche et le dôme épigé est abandonné au profit des parties souterraines du nid (GRASSE, 1986). La partie épigée (20 à 35 cm de haut) se prolonge en profondeur par un système de galeries verticales, jusqu'à plus de 4 m, où le couvain est réuni. Dans cette zone profonde, la température est de 20-22°C alors qu'elle est de 50°C dans les calies.

Quant aux nids épigés de grande taille, le record est constitué par les tumuli géants de *Macrotermes subhyalinus* rex (= *Bellicositermes bellicosus*) étudiés par BOYER (1975 a & b), où la cellule royale se situe entre 3 et 4,5 m sous le sommet du tumulus. Leur architecture élaborée leur permet de constituer un microclimat particulier : une atmosphère parfois 50 fois plus riche en CO₂ que l'air extérieur, une température presque constante (27-30°C), une humidité relative voisine de 90-95 % (RUELLE, 1964).

Pour construire ces nids, les entretenir et assurer leur climatisation, les termites ont des besoins en eau importants. De plus, leur cuticule laisse facilement diffuser leur eau à l'état gazeux dans le milieu ambiant à cause de la minceur de l'enveloppe tégumentaire et du faible tannage de l'endocuticule (GRASSE 1984).

Les besoins en eau sont particulièrement cruciaux pour les grands édifices épigés, notamment lors de la réparation du nid. Si la teneur en eau du matériau utilisé est de 15 à 20 % de son poids frais, la réparation du nid peut réclamer plusieurs litres d'eau par 24 h. La quantité d'eau contenue dans un nid épigé de *Macrotermes* est énorme : BODOT (1967) estime qu'un 1 m³ renferme environ 200 litres.

Lorsque les conditions externes sont difficiles, la population tend à se concentrer dans des zones internes du nid, plus favorables. BODOT (1967) note que les parties supérieures du nid de *Macrotermes bellicosus*, abandonnées, contiennent 0,54 % d'eau, alors que les parties du socle souterrain en contiennent encore 10 à 15 %. Selon LEPAGE (1974), la teneur en eau des termitières de *Macrotermes subhyalinus* du Sahel augmente vers le centre de la termitière : 2-5 % d'eau dans la muraille, 12 % dans les cloisons en périphérie de l'habitation, 23 à 25 % pour le plancher des chambres contenant les oeufs et les larves.

Il a été prouvé que les termites peuvent aller prélever l'eau nécessaire directement au niveau de la nappe phréatique. Ainsi LEPAGE *et al.* (1974) ont montré, au nord du Sénégal, que les ouvriers de *Macrotermes subhyalinus* et peut-être de *Pseudotermes hybostoma* pouvaient descendre jusqu'à la nappe phréatique du continental terminal, à 52 m de profondeur.

Afin de s'alimenter en eau, les termites peuvent effectuer des constructions qui démontrent la complexité de leur comportement. Par exemple, les « poches aquifères » décrites par LEPRUN (1976). Situées sous la cuirasse latéritique à 5-6 m de profondeur, ces poches de 6 à 10 cm de diamètre sont remplies d'alvéoles. Leurs parois sont constituées d'argile creusée de petites cavités (porosité bulleuse). La poche contient de l'eau libre. LEPRUN signale que dans cette région (Nassangou au Burkina-Faso), la saison sèche dure 8 mois et la nappe phréatique peut alors se tarir ; ces poches seraient, dans ces conditions, la seule réserve d'eau pour les termites.

2 — LA RÉCOLTE DE NOURRITURE

La récolte de nourriture varie selon les conditions externes, comme il a été montré pour l'espèce *Macrotermes michaelsoni* au Kenya, où l'activité journalière dépend de la température et des pluies (LEPAGE, 1981 a).

Selon les espèces, diverses stratégies sont mises en oeuvre pour assurer cette récolte dans des environnements arides.

a) Le polymorphisme de la taille des ouvriers

Ce facteur important intervient dans la construction de structures associées à la récolte et dans la sélection de la nourriture (SANDS, 1961). Ainsi, la variation entre les poids des différentes castes des espèces du genre *Macrotermes* de la zone tropicale est d'autant plus importante que l'environnement devient plus aride (LEPAGE, 1983). Ceci s'accorde avec les constatations de WILSON (1975) sur l'ergonomie des castes des Insectes sociaux.

b) La population

Le nombre d'ouvriers mobilisé pour la récolte est également crucial et se relie directement au nombre total d'individus de la société. Dans cette société, le nombre optimal d'ouvriers dépend de l'équilibre entre l'énergie requise par la société et l'énergie récoltée. La première est directement proportionnelle au nombre total d'individus, alors que la seconde est limitée et suit une courbe asymptotique, à cause de l'augmentation progressive des pertes (prédation, énergie dissipée par évaporation, construction de structures de protection).

c) Le comportement de récolte

Dans les zones arides, le plus souvent, la récolte elle-même s'effectue à l'abri du climat extérieur : tunnels, placages de terre, galeries. Ainsi, *Anacanthotermes ochraceus*, espèce des zones arides et désertiques, ne s'expose jamais à l'air libre, même pour la récolte de débris végétaux (GRASSE, 1984).

Un comportement également très répandu consiste à rem-

placer le matériel végétal consommé par de la terre : c'est une pratique qui atteint son développement maximal chez *Odonotermes erraticus* de l'Air au Niger, qui maçonne de grands placards en terre argileuse et peut construire des galeries-tunnels jusqu'au sommet des palmiers (GRASSE, 1984).

Lorsque la récolte a lieu à l'air libre, elle doit s'effectuer le plus rapidement possible afin de limiter au maximum l'effet de l'évaporation et des prédateurs. Les espèces qui récoltent de cette façon ont développé des mécanismes d'orientation qui leur permettent de minimiser le temps de retour au nid. Ainsi, l'orientation des ouvriers récolteurs d'*Hodotermes* (LEUTHOLD, 1973) ; LEUTHOLD *et al.*, 1976) dépend de la position du soleil : il s'agit du même mode d'orientation que les fourmis (SANTSCHI, 1911-1923) et les Abeilles (VON FRISCH, 1950). Les ouvriers d'*Hodotermes* possèdent des yeux composés reliques et sont sensibles à la lumière et à sa direction : ils maintiennent leur angle de direction avec le soleil ou la lune en tenant compte du déplacement de la terre par rapport à ces astres au cours de leur récolte. Par contre, lorsque le ciel est couvert ou en l'absence de lune, les ouvriers s'orientent en suivant une piste chimique sur le sol.

d) La constitution de réserves et la symbiose

Il est connu que les termites fourrageurs peuvent constituer des réserves de fétus de Graminées : c'est ainsi que la plupart des espèces de *Trinervitermes* possèdent des « greniers » de stockage (SANDS, 1961).

Cette constitution de réserves prend une ampleur particulière dans la sous-famille des Macrotermitinae. Ces espèces ont développé une exo-symbiose avec un champignon, le *Termitomyces*, qui leur permet de s'affranchir des conditions climatiques, et en particulier de l'humidité, qui contrôle normalement le processus de décomposition dans le milieu extérieur. Le microclimat constitué à l'intérieur du nid (température constante, humidité proche de la saturation) permet de contourner l'aridité du climat (COLLINS, 1977) et assure au champignon les conditions optimales pour se développer et dégrader les substrats complexes, comme la lignine ou les tanins.

e) Établissement d'un territoire

Parmi les stratégies de récolte mises en oeuvre par la plupart des espèces, l'un d'entre elles, particulièrement illustrée par le genre *Macrotermes*, réside dans la constitution d'un territoire, parfois de large envergure, qui se matérialise par un système de galeries souterraines. Pour l'espèce *Macrotermes michaelseni* étudiée au Kenya, ce territoire correspond à un total de 17 km de passages souterrains par ha (DARLINGTON, 1982).

À l'intérieur de ce territoire, les sociétés de *Macrotermes* (LEPAGE 1981a, 1983) déplacent l'aire de récolte selon un cycle journalier et saisonnier, en ajustant la récolte aux besoins (CHARNOV, 1976). Pour toute distribution de la nourriture dans le milieu, il existe une allocation théorique de l'effort de recherche qui doit maximiser la récolte (TOWNSED & HUGHES, 1981). Il s'agit d'optimiser l'énergie recueillie par rapport au temps de récolte (SCHOENER, 1971). Une des solutions adoptée par les espèces consiste à effectuer la récolte en deux temps : d'abord une collecte rapide des matériaux au-dessus du sol et leur stockage dans des structures souterraines, puis une fragmentation qui peut se faire à l'abri du climat extérieur et des prédateurs et un transport à l'intérieur du nid, sur les meules à champignons.

f) Souplesse du comportement

Les espèces de termites de milieu aride montrent une grande souplesse de leur comportement alimentaire : ce sont des espèces souvent généralistes et leur régime peut changer selon les conditions externes. Par exemple au Sahel, *Trinervitermes trinervius* dont la nourriture est normalement constituée de graminées, a été rencontré, lors d'une sécheresse exceptionnelle, en récolte sur du bois mort (LEPAGE, 1974 a). Dans ce cas l'éthologie de l'espèce est complètement bouleversée : le nombre de sorties de récolte par 100 m² se réduit de 7,75 à 1,07, le nombre moyen d'individus par groupe récolteur augmente de 100-500 à 6000-8000.

3 — LA REPRODUCTION DES SOCIÉTÉS

Il est possible de déterminer, pour un certain nombre d'espèces, les parts respectives consacrées à la défense (soldats), à l'entretien du nid, à la récolte (ouvriers) et à la reproduction (sexués) dans une société et d'en tirer des conclusions sur l'adaptation des espèces à leur environnement.

Trois phases peuvent être distinguées dans la vie d'une société (BODOT, 1969 ; NOIROT, 1969, 1982 ; COLLINS, 1981) : la période juvénile où seuls les neutres sont produits, la période adulte où sont produits les sexués, et la période de sénescence, où la production de la société décroît. Le maintien d'une espèce dans un environnement dépend de sa capacité à s'y reproduire. La stratégie principale consiste alors, lorsque le stade adulte est atteint, à maximiser le nombre de reproducteurs à chaque saison. La structure par castes d'une société serait donc optimale pour la production de sexués de la génération suivante et le succès des sociétés filles (OSTER et WILSON, 1978).

Dans un milieu aride comme le Sahel, on constate une relation nette des essayages avec la pluviométrie décennale (LEPAGE, 1974). Mais les réponses différentes des espèces aux conditions externes (heure d'essaimage, température, quantité d'eau tombée depuis le début de la saison des pluies) ont pour conséquence la mise en place des mécanismes d'isolation des espèces (WOOD *et al.*, 1981).

Certaines espèces de termites de milieux arides essaient aux heures chaudes de l'après-midi : telles *Hodotermes mossambicus* et *Macrotermes usambaricus*. Chez ces espèces, en particulier *Hodotermes*, la parade nuptiale est supprimée, ce qui diminue les risques de dessiccation et de prédation : le mâle creuse le copulaculum avant qu'une femelle ne se présente (elle est attirée par le mâle à une distance qui peut atteindre 2-3 m). C'est le cas également de l'espèce *Acanthotermes ochraceus* de la région de Béni-Abbès (Sahara occidentale) où les ailes marchent rapidement sur le sol et creusent un copulaculum dès qu'un partenaire est rencontré (CLEMENT, 1956).

Des particularités physiologiques peuvent se rencontrer comme pour les imagos ailes d'*Hodotermes mossambicus* (HEWITT *et al.*, 1971), qui, isolés ou par paires, peuvent boire une quantité d'eau égale à la moitié de leur propre poids.

Les données disponibles pour les espèces épigées du genre *Macrotermes* (LEPAGE, 1974 ; MATSUMOTO, 1976 ; COLLINS 1977, 1981 ; DARLINGTON, 1982) permettent de conclure que leur reproduction absorbe une énergie plus importante lorsque le milieu devient plus imprévisible.

Dans l'adaptation des espèces à leur milieu et le maintien d'une espèce dans un environnement donné, le nombre d'ailes produits et plus encore, le succès de fondation de ces

sexués, constituent des phases critiques de l'évolution des populations

CONCLUSION

La société de termites étant un système complexe, l'adaptation des espèces au climat tropical aride dépend des propriétés synthétiques de cette société. Les stratégies développées diffèrent de celles mises en oeuvre par la plupart des organismes solitaires, en particulier par des rapports différents avec le temps (la société se développe sur plusieurs cycles annuels) et avec l'espace (immobilité des nids et constitution d'un territoire).

Une des caractéristiques principales de l'adaptation des sociétés de termites à leur environnement consiste dans la mise en place d'obstacles ou « tampons » entre l'action des facteurs de l'environnement et la réponse de la société :

L'architecture du nid, hypogée ou épigée, correspond à l'établissement d'un microclimat optimal, où les variations du milieu extérieur ne parviennent que très atténuées et souvent avec un temps de réaction. C'est ainsi qu'il existe des délais entre la récolte de nourriture et sa mise en réserve (quelques heures à plusieurs jours), entre le stockage de la nourriture et sa consommation (plusieurs semaines dans le cas des champignonnistes). Enfin, lors de la reproduction, un délai important (5 à 7 mois) sépare le déclenchement de la ponte de la reine et la maturation des nymphes de sexués et leur envol pour fonder de nouvelles sociétés.

L'équilibre des populations et leur survie dans l'environnement, dépendent du rapport entre l'amplitude des perturbations et la réponse adaptative de la colonie. Dans le cas des espèces solitaires leur réponse résulte principalement du taux d'accroissement des individus. Pour les termites, la réponse des populations dépend d'autres facteurs dont le comportement des individus et l'évolution du système social en son entier.

Ceci confère aux sociétés de termites une grande résistance aux conditions externes. Ainsi, dans une savane semi-aride du Kenya, une sécheresse exceptionnelle avait décimé près de 90 % du cheptel bovin, tandis que les populations de termites n'avaient décliné que de 10 % environ (DARLINGTON, 1982 ; LEPAGE, 1981 b). Dans les rares cas où elle a été analysée, la reconstitution des populations apparaît plus rapide que ce que l'on soupçonnait. Par exemple, DARLINGTON (1982) considère que les nids épigés de *Macrotermes michaelseni*, qui atteignent pourtant plusieurs millions d'individus, retrouvent leur équilibre (densités d'avant la perturbation), après une période d'environ 4 années.

BIBLIOGRAPHIE

- BODOT P., 1867. — Étude écologique des termites des savanes de Basse Côte d'Ivoire. *Ins. Soc.*, 14 : 229-258.
- BODOT P., 1969. — Composition des colonies de termites : ses fluctuations au cours du temps. *Ins. Soc.*, 16 : 39-54.
- BOULLON A., 1970. — Termites of the Ethiopian region. *in* : K. Krishna & F.M. Weesner, eds., « Biology of Termites ». Academic Press, New York & London, vol. 2 : 153-280.
- BOYER P., 1975 a. — Étude particulière de trois termitières de *Bellicositermes* et de leur action sur les sols tropicaux. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, Paris, 17, 12e série : 273-446.
- BOYER P., 1975 b. — Les différents aspects de l'action des *Bellicositermes* sur les sols tropicaux. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, Paris, 17, 12e série : 447-504.
- CLÉMENT G., 1954. — Contribution à l'étude de la biologie d'*Anacanthotermes ochraceus* Burm. *Ins. Soc.*, 1 : 194-198.
- COLLINS N., 1977. — The population ecology and energetics of *Macrotermes bellicosus* (Smeathman), Isoptera. Ph. D. Thesis, Oxford.
- CONNELL J. H., 1979. — Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. *in* : R.M. Anderson, B.D. Turner & L.R. Taylor, eds., « Populations dynamics ». Blackwell Scientific Publications, Oxford : 141-163.
- DARLINGTON J. P. E. C., 1982 a. — Population dynamics in an African fungus-growing termites. *in* : M.D. Breed, C.D. Michener & H.E. Evans, eds., « The biology of social insects ». Westview Press, Boulder, Colorado : 54-58.
- DARLINGTON J. P. E. C., 1982 b. — The underground passages and storage pits used in foraging by a nest of the termite *Macrotermes michaelseni* in Kajiado, Kenya. *J. Zool.*, London, 198.
- EMERSON A. E., 1955. — Geographical origins and dispersions of termite genera. *Fieldiana, Zoology*, 37 : 465-521.
- FRISCH K. von, 1954. — The dancing bees : an account of the life and senses of the honey bee (tr. Dora Ilse). Methuen & Company, London, 183 p.
- GRASSE P. P., 1984. — Termitologie. Tome II : Fondation des sociétés, constructions. Masson, Paris, 613 p.
- GRASSE P. P., 1986. — Termitologie. Tome III : Comportement — Socialité — Écologie — Évolution — Systématique. Masson, Paris, 715 p.
- JOSENS G., 1971. — Variations thermiques dans les nids de *Trinervitermes geminatus* Wassmann, en relation avec le milieu extérieur dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). *Ins. Soc.*, 18 : 1-14.
- JOSENS G., 1972. — Études biologique et écologique des termites (Isoptera) de la savane de Lamto-Pakobo (Côte d'Ivoire). Thèse Sciences, Bruxelles, 262 p.
- LEPAGE M., 1974 a. — Les termites d'une savane sahélienne (Ferlo septentrional, Sénégal) : peuplement, populations, consommation, rôle dans l'écosystème. Thèse Sciences, Dijon, 344 p.
- LEPAGE M., 1974 b. — Recherches écologiques sur une savane sahélienne du Ferlo septentrional, Sénégal : influence de la sécheresse sur le peuplement en termites. *La Terre & la Vie*, 28 : 76-94.
- LEPAGE M., 1981 a. — L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). I - L'activité de récolte et son déterminisme. *Ins. Soc.*, 28 : 297-308.
- LEPAGE M., 1981 b. — L'impact des populations récoltantes de *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera, Macrotermitinae) dans un écosystème semi-aride (Kajiado, Kenya). 2 - La nourriture récoltée, comparaison avec les grands herbivores. *Ins. Soc.*, 28 : 309-319.
- LEPAGE M., 1983. — Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 4 : 65-87.
- LEPAGE M., 1984. — Intérêt et limites des principes d'optimisation en écologie des termites. *Actes Coll. Ins. Soc.*, 1 : 181-189.
- LEPAGE M., MOREL G. & RESPLENDINO C., 1974. — Découverte de galeries de termites atteignant la nappe phréatique profonde dans le nord du Sénégal. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 278 : 1855-1858.
- LEPRUN J. C., 1976. — Une construction originale hypogée pour le stockage de l'eau par les termites en région sahélio-soudanienne de Haute-Volta. *Pedobiologia*, 16 : 451-456.
- LEUTHOLD R. H., 1973. — Orientation of the harvesting termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Proc. VIIth. Congr. IUSSI*, London : 244-246.
- LEUTHOLD R. H., BRUINSMA O. & VAN HUIS A., 1976. — Optical and pheromonal orientation and memory for homing distance in the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Behav. Ecol. Socio-Biol.*, 1 : 127-139.

- LUSCHER M., 1961. — Air conditioned termite nests. *Scient Amer.*, 205 : 138-145.
- MATSUMOTO T., 1976. — The role of termites in an equatorial rain forest of West Malaysia. 1 - Populations density, biomass, carbon, nitrogen and caloric content and respiration. *Oecologia*, 22 : 153-178.
- MAY R.M., 1981. — Models for single populations. In : R.M. May, ed. «Theoretical ecology. Principles and applications». Blackwell Scientific Publications, Oxford, 2nd edit. : 5-29
- NOIROT C., 1970. — The nests of termites. In : K. Krishna & F.M. Weesner, eds. «Biology of Termites». Academic Press, New York & London, vol. 2 : 73-125
- NOIROT C., 1982. — Le caste des ouvriers, élément majeur du succès évolutif des termites. *Revista Di Biologica*, 75 : 157-195.
- OSTER G.F. & WILSON E.O., 1978. — Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Monographs in Population Biology, 12, 352 p.
- ROY-NOEL J., 1972. — Recherches sur l'éthologie des Isopètres de la presqu'île du Cap-Vert (Sénégal). *Bull. Biol. Fr. & Belg.*, 106 : 193-283
- RUELLE J.E., 1964. — L'architecture du nid de *Macrotermes natalensis* et son sens fonctionnel. In : A. Bouillon ed., «Etudes sur les termites africains». Masson, Paris : 327-362.
- WILSON E.O., 1971. — The insects societies. The belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachussets, 548 p.
- WILSON W.O., 1975. — Sociobiology. The new synthesis. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachussets, 697 p
- WOOD T.G., 1981 — Reproductive isolating mechanisms among species of *Microtermes* (Isoptera, Termitidae) in the Southern Guinea savanna near Mokwa, Negeria. In «Biosystematics of Social Insects», P.E. Howse & J.L. Clement eds., p. 309-325, Academic Press, London & New York

SÉCHERESSE, FROID, MÊMES STRATÉGIES. UN EXEMPLE TYPE : LE COLLEMBOLE *FOLSOMIDES ANGULARIS**

par J.A. BARRA, S. BELGNAOUI

Université Louis Pasteur, Laboratoire de Zoologie, 12, rue de l'Université — 67000 STRASBOURG

et N. POINSOT-BALAGUER

Université de Provence, Laboratoire d'Écologie terrestre, UA 1152 — 13397 MARSEILLE Cedex

KEY-WORDS Collembola - Anhydrobiosis - Low temperatures - Supercooling point - Ultrastructure - Osmophilic stacks.

SUMMARY (poster communication)

Dessiccation, cold-hardiness, same strategies. A typical pattern : the collembolan Folsomides angularis.

For resisting to dessiccation and low temperatures the collembolan Folsomides angularis enters anhydrobiosis.

Owing this adaptation capacity, the collembolan decreases its supercooling point to -25°C . In both cases an accumulation of osmophilic stacks is observed. The polysaccharides and the lipids in evidence in the grains are a visible cytological aspect of glycopen metabolism. The hydrophilous material in the cuticular channels could play a role in the rehydration.

Les réponses au stress hydrique chez les insectes et chez de nombreux invertébrés, impliquent les mêmes mécanismes que ceux sollicités par le froid. Chez la plupart des collemboles, le déficit hydrique du sol et des basses températures induisent un arrêt d'activité, qui se traduit principalement par un jeûne, précédé ou suivi, par un comportement de ponte. C'est à l'état d'oeufs que les espèces survivront jusqu'au retour de conditions favorables à l'éclosion.

Chez deux espèces, *Folsomides angularis* et *Brachystomella parvula*, par contre la réponse à la sécheresse est, après la phase de jeûne, l'entrée en anhydrobiose. Cette adaptation physiologique permet aux deux espèces de supporter des déficits hydriques et des basses et hautes températures qui provoque la mort rapide des autres espèces.

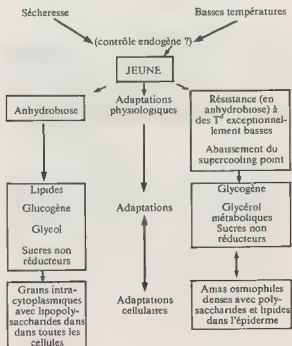
Ce phénomène a été particulièrement étudié chez *Folsomides angularis* à trois niveaux d'adaptations : physiologique, métabolique et cellulaire. Le tableau I schématise les principaux résultats.

Les animaux réussissent leur entrée en anhydrobiose s'ils sont en période post-exuviale et s'ils ont le tube digestif vide. Leur habitus est caractéristique : repliement des antennes en toit de chaque côté de la tête, enroulement latéral de l'abdomen sur la face ventrale.

Folsomides angularis à l'état hydraté est sensible à la congélation (freeze-susceptible) et présente, quel que soit le taux de remplissage du tube digestif, des points de congélation (supercooling point : SCP) élevés de l'ordre de -6°C . Certains

TABLEAU I

Réponse du Collembole *Folsomides angularis* à la sécheresse et aux basses températures



* Texte correspondant à un exposé sur panneau présenté aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988.

individus à tube digestif vide montrent cependant des SCP très bas (-25°C). Les micrographies ultrastructurales permettent d'interpréter ce résultat : la présence de grains intracytoplasmiques et la disparition des nucléoles sont les signes évidents des adaptations cellulaires de l'entrée en anhydrobiose chez cette espèce.

La stratégie qu'utilise *Folsomides angularis* pour résister au froid est donc l'anhydrobiose. En effet, les animaux en cours de déshydratation montrent un abaissement progressif du SCP, passant de -8°C chez l'animal non préparé à l'anhydrobiose à -25°C chez l'animal en déshydratation avancée. Parallèlement, une évacuation du contenu digestif est observée. En anhydrobiose, l'absence d'eau libre empêche toute congélation. Ainsi, 47 % d'une population résistent pendant 12 heures à une température de -180°C .

Les adaptations cellulaires sont corrélatives des adaptations métaboliques. La présence de grains intracytoplasmiques osmophiles, la disparition des nucléoles des noyaux

sont caractéristiques des collemboles en anhydrobiose. En même temps se produit une importante diminution du glycérogène. Un complexe lipopolysaccharidique dans les grains intracytoplasmiques et une substance polysaccharidique — dont les groupes 1-2 glycol ont été révélés dans les canaux transcuticulaires par la réaction PATAg — ont été mis en évidence.

Les granules doivent jouer le rôle des constituants de réserve très facilement accessibles dans les heures qui suivent la reprise d'activité. La présence dans le réseau épicuticulaire et dans les canaux cuticulaires d'une substance très hydrosoluble permet d'envisager les hypothèses suivantes. Ce matériel peut intervenir de deux manières différentes :

1. Fermeture des canaux dans le but d'empêcher une déshydratation totale au cours de l'anhydrobiose.
2. Agir comme une pompe hygroscopique dans la phase de réhydratation qui peut être très rapide (une heure maximum).

LICHENS ET COLONISATION*

par J. ASTA

Université Joseph Fourier, Grenoble I,
Laboratoire de Botanique et de Biologie Végétale BP 53 X — 38041 GRENOBLE Cedex

KEY-WORDS . Lichens - Colonization - Skiing slope - Calcareous quarry - Quartzite rocks - *Baeomyces rufus* - *Pogonatum urnigerum* - *Rhizocarpon geographicum*.

SUMMARY (Poster communication)

Lichens and colonization

The role of lichens is important in colonization of the substratum. 1 We studied the colonization of a skiing slope. A lichen, Baeomyces rufus and a moss, Pogonatum urnigerum, colonize the substratum of the surface soil at different depth. 2 The colonization by lichens have been studied a - on calcareous rocks - transplants of entire lichens and ensemencement of grinding lichens have been done on calcareous quarry. The growth of both is constated; b - on quartzite rocks - the different processes of growth of Rhizocarpon geographicum are studied on thallus of different diameters.

Par leur capacité à coloniser les biotopes les plus inhospitaliers sous les climats les plus rudes, les lichens jouent un rôle de premier plan comme pionniers dans l'établissement de la végétation sur les surfaces rocheuses nues, sur les sols en cours d'élaboration etc.

Nous avons lancé plusieurs études dont certaines sont en cours, afin d'aborder quelques uns des problèmes rencontrés dans l'installation des lichens et la colonisation du substrat.

I — COLONISATION DU SOL

(en coll. avec M.A. LETROUT, Paris VI, CNRS-PIREN - Canton d'Aime, P.N. Vanoise)

Les talus dénudés sont souvent le siège dans les premiers stades d'une colonisation apparemment conjointe de deux végétaux cryptogames, un lichen *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebent. et une mousse *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv.

Nous avons étudié un talus situé à La Plagne (Savoie), sur le secteur de Montchavin, au lieu-dit Le Saugeat, sur la piste de Pierre Blanche, ouverte en 1972 dans une pessière sur substrat houiller. Ce talus se trouve à 1750 m d'altitude, en exposition SW, et présente une pente d'environ 30°.

1. Dans le but de préciser les modalités de cette colonisation, l'évolution d'un rebord de piste a été suivie depuis 1982 en établissant une méthode cartographique fine (photographies et calques de parcelles repérées)

2. Parallèlement, nous avons étudié les phénomènes macro et microscopiques du complexe sol - lichen - mousse par observation de coupes séries colorées et de lames minces.

RÉSULTATS

Baeomyces colonise le sol le premier par développement simultané de nombreux thalles. Le thalle présente 3 strates :

- un encroûtement superficiel formé de squamules juxtaposées qui contiennent les algues,
- un feutrage mycélien hypogé qui joue un rôle dans la stabilisation du «mini-sol» formé, son aération et sa capacité de rétention en eau,
- des rhizomorphes.

Pogonatum se caractérise par une stratégie de colonisation différente. Il présente un appareil souterrain à croissance rapide qui se développe plus profondément que le lichen. Il n'y a donc pas compétition en profondeur entre les deux cryptogames. Par contre, les pousses feuillées de la mousse, en se développant, désorganisent les thalles. A ce stade et en surface, il y a donc antagonisme entre mousse et lichen.

Des analyses pédologiques fines mériteraient d'être effectuées afin de comprendre l'action réelle de chacun des protagonistes dans l'élaboration du «mini-sol» formé.

* Texte correspondant à un exposé sur panneau présenté aux Journées de la Société d'Ecologie, janvier 1988.

II — COLONISATION SUR ROCHES

A — SUR CALCAIRES (en coll. avec J.J. BRUN, CEMAGREF, GRENOBLE)

Dans cette étude encore en cours, le but a été de savoir si l'on pouvait utiliser des lichens dans le camouflage du front d'une carrière calcaire. Le site choisi est la carrière calcaire de Marchaux (près de Besançon, Doubs).

Les lichens utilisés ont été choisis en fonction de leur écologie, de la typologie et de l'exposition de la carrière.

Ont été effectués en 1982 :

- des transplants de lichens entiers (collés à l'araldite et cimentés),

- des ensemencements de lichens broyés sur une trentaine de placettes préparées avec différents types de support (mortier, terre végétale, bitume, colle, glue, avec ou sans engrais).

Depuis, transplants et ensemencements sont suivis régulièrement chaque année.

RÉSULTATS

1. Les lichens des transplants se sont bien comportés puisque les thalles ont progressé suffisamment pour passer du support à la roche en place (ex : thalles de *Xanthoria aureola*, *Caloplaca callospisma*).

2. Quant à la colonisation à partir des broyats de lichens, certains milieux (ex : colle et terre végétale) la favorisent davantage que d'autres. Ainsi, une bouture de *X. aureola* implantée en 1982 d'un diamètre de 1 mm est passée en 1986 à un diamètre de 5 mm.

La croissance des lichens étant très lente, les observations doivent être prolongées pour suivre l'évolution des fragments.

Bien que modestes, ces essais, les premiers du genre, montrent qu'il est possible de réaliser des cultures de lichens sur le terrain même dans des conditions difficiles. Il n'est donc pas exclu de pouvoir mettre au point des techniques permettant une application à grande échelle.

B — SUR QUARTZITES (en coll. avec M.A. LETROUT, Paris VI, P.N. Vanoise)

L'objectif est l'étude du mode de croissance de *Rhizocarpon geographicum* lichen crustacé utilisé en lichénométrie pour la datation des moraines.

La méthode est basée sur des observations :

- de terrain, par le suivi de la colonisation de 9 blocs de quartzite (Col de la Forcle, La Plagne, Savoie) depuis 1982,
- de laboratoire par des études macro et microscopiques (à balayage) d'échantillons de *Rhizocarpon*.

RÉSULTATS

Au cours du développement du thalle, on constate :

- une croissance importante de l'hypothalle,
- la formation d'aréoles par capture d'algues.

Des thalles de même diamètre peuvent s'être formés :

- soit par croissance marginale du thalle,
- soit par confluence d'aréoles ou par confluence des thalles.

Or, l'utilisation du *Rhizocarpon geographicum* en lichénométrie est basée sur le fait que le thalle du lichen s'accroît par le bord, plus un thalle a un grand diamètre, plus il est âgé.

Nous avons constaté dans cette étude que la croissance marginale n'est pas le seul mode de développement du *Rhizocarpon* et qu'il est parfois difficile de déduire l'âge réel des thalles : il peut y avoir dans une population des thalles «petits et vieux» et des thalles «grands et jeunes».

Ce travail, encore en cours de réalisation, conduit à une analyse critique de méthodes utilisées en lichénométrie et propose des procédés afin de mieux cerner l'âge réel des thalles.

INDICATIONS BIBLIOGRAPHIQUES

- ASTA J., 1985 — Colonisation par les lichens et les mousses. CNRS - PIREN M.A.B. L'aménagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement. Le canton d'Aime (Savoie), 266-276.
- ASTA J., AVNAIM, M. et LETROUT, M.A. 1986. — Colonisation d'un sol vierge par *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert. (lichen) et *Pogonatum urnigerum* (Hedw.) P. Beauv. (mousse) : aspects morphologique et structural. Trav. Sci. Parc Nation, Vanoise, XV, 83-101.

MODÉLISATION DU BILAN DE L'EAU D'UNE FORÊT. APPLICATION À UNE FUTAIE DE CHÊNES*

par Jerzy NIZINSKI*, Dominique MORAND* et Bernard SAUGIER*

* Laboratoire d'Écologie Végétale, Bât. 362, Université de Paris-Sud — 91405 ORSAY Cedex

** Laboratoire d'Écologie Végétale, Centre ORSTOM, B.P. 1386 — DAKAR, Sénégal

KEY-WORDS : Forest - Water balance - *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. modelling - Stomatal resistance.

SUMMARY (Poster communication)

A simulation of the forest water balance. Application for a mature oak forest

A hydrologic model for the development of the soil-water content in a 120 year-old oak stand (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) is presented with a one day time resolution. The model was conceived for working with daily potential evapotranspiration, throughfall and leaf area index data. It predicts transpiration from the dry canopy and soil-water content. The canopy is considered as a single leaf (the PENMAN-MONTEITH's equation, which entailed measurements of the physiological control of vapour flow from the leaf such as stomatal resistance (parameter), leaf water potential (pressure chamber), leaf area index, root distribution and soil-water potential (tensiometers)). The model estimates the daily leaf water potential equalizing absorption and transpiration, that controls opening of the stomata which in turn regulate the transpiration flow. The model was tested during the growing seasons of 1981, 1982 and 1983 in the Fontainebleau forest (22000 ha) near Paris (France). Simulated transpiration and soil-water content correlated well with measurements of the soil-water content (neutron probe). The model can be used for the quantification of tree water stress, which has numerous applications such as assessing stand productivity, disease and insect epidemic susceptibility, fire danger rating and nutrient cycling.

DESCRIPTION DU MODÈLE

Nous présentons ici un modèle du bilan d'eau du sol (Fig. 1) où la transpiration est gérée par la relation résistance stomatique (r_s)/potentiel hydrique des feuilles (Ψ_f), mais cette relation n'est pas univoque : elle évolue avec l'âge des feuilles, phénomène jusqu'alors non modélisé. Ce modèle s'inscrit dans la suite des travaux de SAUGIER (1974) inspirés de COWAN (1965) où au moyen d'un bilan hydrique de la plante on régule le flux transpiratoire et où le flux d'eau dans le système sol-plante-atmosphère est conservatif ; dans cette optique, le modèle calcule chaque jour le potentiel hydrique des feuilles qui égalise la transpiration et l'extraction racinaire. Dans cette optique, l'absorption est égale à la transpiration. L'écoulement de l'eau du sol vers les racines, l'absorption de cette eau par les racines d'arbres, la circulation de l'eau dans l'arbre des racines aux feuilles (phase liquide), la diffusion de vapeur d'eau à travers les stomates vers la couche d'air abordant le peuplement (phase vapeur), constituent le flux transpiratoire. L'absorption de l'eau liquide dans l'ensemble du profil du sol est égale :

$$ABS = \sum_i^n ABS_i (\Psi_s - \Psi_f)/R \quad (\text{mm/j}) \quad (1)$$

avec : ABS - absorption d'eau par les racines d'arbres dans l'ensemble du profil (mm/j) ; n - nombre de strates du profil

du sol ; Ψ_{si} - potentiel hydrique moyen dans la strate i (bars) ; Ψ_f - potentiel hydrique moyen des feuilles d'arbres (bars) ; R - résistance totale sur l'ensemble du trajet sol-arbre correspondant à la somme des résistances suivantes : (a) résistance à la pénétration radiale de l'eau dans les racines, (b) résistance des manchons du sol entourant les racines, (c) résistance à la circulation de l'eau dans le xylème, (d) résistance à la circulation de l'eau dans les nervures des feuilles et les chambres sous-stomatiques (bars/mm) ; L_1 - fraction de la longueur totale des racines présentes dans la strate i .

Le flux de vapeur d'eau à travers les stomates est proportionnel au gradient de pression de vapeur d'eau et inversement proportionnel à la résistance rencontrée. Nous avons adopté la simplification proposée par MONTEITH (1965) : il considère la surface évaporante comme une strate unique dans laquelle la résistance stomatique moyenne du peuplement est considérée comme étant la somme des résistances stomatiques moyennes de LAI-feuilles. Pour estimer la transpiration du couvert nous avons utilisé la formule présentée par MONTEITH (1965), soit :

$$TR = ETP / (1 + (\gamma / (\Delta + \gamma)) * (r_s / LAI * r_a)) \quad (\text{mm/j}) \quad (2)$$

avec ETP - évapotranspiration potentielle calculée selon la formule de PENMAN (1948) (mm/j) ; r_a - résistance aérodynamique (s/cm) ; LAI - indice foliaire ; γ - constante psychrométrique (mb/°C) ; Δ - dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air et la température de l'air. r_s - résistance stomatique moyenne du couvert :

* Texte correspondant à un exposé sur panneau présenté aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988

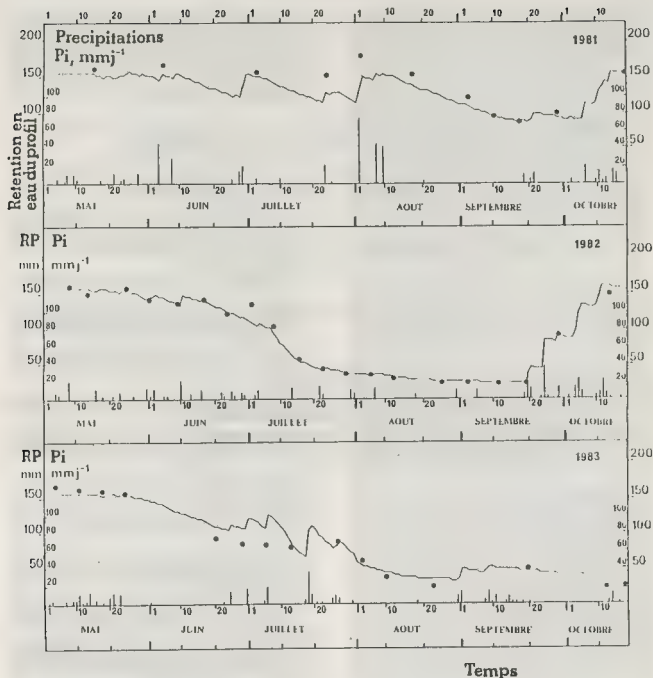


FIG 2 — Comparaison entre les valeurs calculées (—) et mesurées (●) de la réserve en eau du sol (RP) pour les saisons végétatives 1981, 1982 et 1983 (capacité au champ : 167 mm ; point de flétrissement permanent : 63 mm).

tendance à une surestimation lors des périodes sèches (juin, juillet, août, octobre 1983). Il existe diverses causes possibles à ces différences entre valeurs simulées et valeurs mesurées : Les propriétés hydriques du sol n'ont pas été étudiées expérimentalement. Il est possible que les racines de *Quercus petraea* pénètrent dans les fissures de la dalle calcaire. Ainsi, pour une transpiration simulée donnée, correspondant à une transpiration réelles supposée, alors que les racines extraient

l'eau dans le sol et dans la dalle calcaire, dans le modèle les racines extraieront un volume équivalent mais uniquement dans l'épaisseur du sol ; d'où une extraction dans le sol trop forte, et en conséquence une sousestimation de la rétention en eau du profil. Dans le modèle, le drainage s'effectue durant la journée même de la pluie provoquant un drainage (jour $j+1$) de façon telle que la rétention simulée en eau du sol se maintient alors à la capacité au champ. En réalité, nous

pouvons supposer que le drainage est beaucoup plus lent que dans le modèle et qu'après une forte pluie provoquant un drainage, un volume d'eau supérieur à la capacité au champ (dépendant de la lame d'eau tombée au sol) reste dans le profil une journée ou plus. Nous donnerons deux exemples : (a) le 01 août 1981 eut lieu un orage de $P_i=70,4$ mm. Les mesures effectuées le 02 août 1981 indiquent $RP=188,5$ mm, soit 22 mm de plus que la rétention en eau du sol à la capacité au champ ; (b) après deux jours de pluie, le 15 mars 1982 ($P_i=9,4$ mm) et le 16 mars 1982 ($P_i=3,5$ mm), la rétention en eau du sol mesurée le 17 mars 1983 est de $RP=180,3$ mm, soit 13,7 mm de plus que la rétention en eau du sol à la capacité au champ. Dans le modèle, le drainage trop rapide est susceptible d'être à l'origine de la sousestimation de la rétention en eau du sol lors des périodes proches de la capacité au champ, en début et en fin de saison végétative et comme ce fut le cas après les précipitations incidentes du 01 août 1981 qui ont réhumecté le profil et provoqué un drainage en milieu de saison de végétation. Nous avons négligé l'absorption de la strate arbustive de hêtres (individus de 1 à 4 mètres) dont l'indice foliaire maximal est de 0,95, cause probable de surestimation de la rétention en eau du profil.

Le modèle calcule l'absorption dans les strates du sol en supposant que la longueur de racines par unité de volume ne varie pas dans le temps, or la longueur de racines par unité de volume de sol et leur capacité d'absorption évoluent parallèlement à la croissance foliaire saisonnière (REICH et al. 1980) évolution probablement spécifique pour chaque horizon. Il est donc nécessaire de poursuivre cette étude de l'extraction de l'eau par les racines dans une optique à la fois dynamique et spatiale. La résistance stomatique moyenne des feuilles du peuplement a ici été appréhendée dans une optique dynamique (effet de l'âge des feuilles) et dans une optique spatiale (effet de la position des feuilles dans la couronne d'arbres). En tenant compte de l'âge des feuilles dans la relation r_g/Ψ_f , nous avons pu observer que ce facteur participait hautement au bon accord entre valeurs simulées et valeurs mesurées de la rétention en eau du sol. L'échantillonnage au hasard des feuilles au sein des couronnes d'arbres que nous avons fait peut être à l'origine d'un biais de la résistance stomatique moyenne. Nous avons pu constater que les feuilles du bas des couronnes d'arbres ont une résistance stomatique moyenne inférieure à celles des autres feuilles, un échantillon ne prenant en compte que ces feuilles aurait pour conséquence de sousestimer la rétention en eau du profil (NIZINSKI, 1986). L'échantillonnage des feuilles doit tenir compte de la somme des microclimats au sein des couronnes d'arbres. Des deux résistances au flux d'eau sur le parcours sol-plante-atmosphère à savoir la résistance au flux d'eau liquide et la résistance au flux de vapeur d'eau, nous avons supposé la première constante, et avons intégré certaines des variations de la deuxième dans le modèle. Un futur modèle prendra en considération les variations de la première résistance par l'intermédiaire de l'évolution de la longueur de racines (ou de la surface absorbante de ces racines) dans le temps parallèlement à l'évolution de l'indice foliaire.

Les variations de la résistance stomatique en fonction de l'indice foliaire et de l'âge des feuilles dans des conditions données rendent compte de l'évolution morphologique des feuilles : accroissement progressif du nombre de stomates par unité de surface de feuille, réduction de la pilosité des feuilles, formation d'une couche de cire sur l'ouverture stomatique, phénomènes observés chez *Castanea sativa* et *Quercus petraea* (NIZINSKI et al., 1988c).

RÉFÉRENCES

- AMBROS, Z., (1978). — Vodna bilancia lesnych porastov Karpat. *Lesnický časopis*, 24 : 203-221.
- AUSSENAC, G. and GRANIER, A., (1979). — Étude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. (II). Étude de l'humidité du sol et de l'évapotranspiration réelle. *Annales des Sciences Forestières*, 36 : 265-280.
- COWAN, I. R., (1965). — Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, 2 : 221-239.
- MONTEITH, J. L., (1965). — Evaporation and environment. In : G. E. Fogg (Editor). The state and movement of water in living organisms, 19th Symp. Soc. Exp. Biol., The Company of Biologists, Cambridge University Press, pp. 205-234.
- NIZINSKI, J., (1986). — Modélisation du bilan de l'eau d'une futaie de chênes en forêt de Fontainebleau. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université de Paris-Sud, Orsay, 171 p.
- NIZINSKI, J. and SAUGIER, B. (1988a). — A model of leaf bud-bud and development for a mature oak forest. *Journal of Applied Ecology*, 25 (2), (sous presse).
- NIZINSKI, J. and SAUGIER, B. (1988b). — Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, 4 : (sous presse).
- NIZINSKI, J., MORAND, D. and SAUGIER, B., (1988c). — Change of the stomatal resistance with leaf age in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (en rédaction).
- PENMAN, H. L., (1948). — Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proceedings of Royal Society London A*, 193 : 120-145.
- REICH, P. B., TESKEY, R. O., JOHNSON, P. S. and HINCKLEY, T. M. (1980). Periodic root and shoot growth in oak. *Forest Science*, 26 : 590-598.
- ROSE, C. W., BYRNE, G. F. and HANSEN, G. K., (1976). — Water transport from soil through plant to atmosphere : a lumped parameters model. *Agricultural Meteorology*, 16 : 171-184.
- SAUGIER, B., (1974). — Transports de CO_2 et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plante prairiales. Thèse d'État U.S.T.L., Montpellier, 155 p.

ADAPTATION AU NIVEAU DE DISPONIBILITÉ EN AZOTE, EN COMMUNAUTÉS HERBACÉES.

Deux exemples : *Anthoxanthum odoratum* L. et *Arrhenatherum elatius* (L.)
J. et C. Presl var. *vulgare* Koch*

par Dominique MORAND*, Jerzy NIZINSKI** et Bernard SAUGIER*

* Laboratoire d'Écologie Végétale, Bât. 362, Université de Paris-Sud — 91405 ORSAY Cedex

** Laboratoire d'Écologie Végétale, Centre ORSTOM, B.P. 1386 — DAKAR, Sénégal

KEY-WORDS Herbaceous communities - Growth - Nitrogen - Controlled conditions - *In situ* conditions - *Anthoxanthum odoratum* L., *Arrhenatherum elatius* L. et C. Presl var. *vulgare* Koch.

SUMMARY

(Poster communication)

*Adaptability to the nitrogen availability in herbaceous communities. Two examples :
Anthoxanthum odoratum L. and Arrhenatherum elatius (L.) J. et C. Presl var. vulgare Koch*

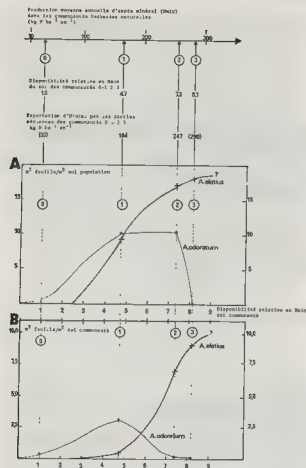
Relationship between growth and nitrogen availability in three populations of A. odoratum and three populations of A. elatius were investigated in natural and glasshouse conditions. The two species and their populations differed both in their efficiency of nitrogen use and in their shade tolerance. The results are discussed in term of respective advantage of each species in its natural environment.

La répartition d'*A. odoratum* et d'*A. elatius* en communautés herbacées semble être en partie contrôlée par la disponibilité en azote minéral du sol. La production de N_{min} de ces communautés varie d'environ 10 à 300 kg $N_{min}ha^{-1}an^{-1}$ (ELLENBERG, 1977) ; il existe des populations d'*A. odoratum* et d'*A. elatius* réparties le long de ce gradient mais *A. odoratum* tend à être éliminée des milieux les plus riches en azote (tendance nitrofuge) et *A. elatius* des milieux les plus pauvres (tendance nitrophile), les deux espèces coexistant dans de nombreuses communautés herbacées (DELPECH, 1975, THURSTON *et al.*, 1976).

Le schéma 1 illustre cette situation : quatre communautés herbacées (0-1-2-3), trois populations d'*A. odoratum* (dans les communautés 0-1-2), trois populations d'*A. elatius* (dans les communautés 1-2-3) ont été choisies ; le gradient de disponibilité relative en N_{min} du sol des quatre communautés a été établi à partir d'une étude de minéralisation nette potentielle *in vitro* de l'azote organique de ces sols (soit respectivement 1-4, 7-7, 3-8, 1 pour les sols des communautés 0-1-2-3 ; avec 1 = quantité de $(NO_3^- + NH_4^+)$ accumulée dans le sol 0). Ce gradient est corrélé de façon satisfaisante aux prélèvements d'azote total par les parties aériennes des communautés 1 (164 kg $N_{min}ha^{-1}an^{-1}$) et 2 (247 kg $N_{min}ha^{-1}an^{-1}$) étudiés pendant un an : le rapport 247 kg $N_{min}ha^{-1}an^{-1}/164$ kg $N_{min}ha^{-1}an^{-1}$ est proche du rapport 7,3/4,7 (MORAND, 1987).

La production de surface foliaire des populations cumulée sur la durée de leur période végétative (huit mois), est exprimée par unité de surface de sol effectivement occupée par les individus des populations (Schéma 1 - section A), en fonction du gradient de disponibilité relative en N_{min} du sol des communautés : cette production augmente avec la disponibilité en N_{min} du sol pour *A. elatius* alors que pour *A. odoratum*, elle commence par augmenter pour se stabiliser à partir d'une disponibilité en N_{min} correspondant à celle de la communauté 1 (jusqu'à la communauté 2) pour ensuite décroître. En tenant compte du recouvrement des populations (surface effectivement occupée par les individus d'une population/surface de la communauté), on obtient la production cumulée de surface foliaire des populations par unité de surface de leur communauté (Schéma 1 - section B) : production croissante pour *A. elatius* avec l'augmentation de la disponibilité en N_{min} du sol ; d'abord croissante pour *A. odoratum* (jusqu'à la communauté 1), puis décroissante (communauté 2) et allant jusqu'à s'annuler (communauté 3). Avec l'augmentation de la disponibilité en N_{min} du sol, les teneurs en N_{total} des tissus aériens des populations des deux espèces augmentent et donc aussi les prélèvements de N_{total} par leurs parties aériennes. Ces populations diffèrent donc par leur niveau de nutrition azotée mais aussi par leur microclimat lumineux : le gradient croissant de disponibilité en N_{min} du sol des communautés correspond à un gradient de fermeture du couvert ; et ce serait la lumière et non plus l' N_{min} qui serait le principal facteur limitant la croissance d'*A. odoratum* dans la communauté 2 (dominée en taille par des espèces telles qu'*A. elatius*) et qui serait à l'origine de son élimination des communautés les plus riches en N_{min} .

* Texte correspondant à un exposé sur panneau présenté aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988.



SCHEMA 1. — Gradient de disponibilité relative en azote minéral en communautés herbacées. Production cumulée de surface foliaire des populations d'*A. odoratum* et d'*A. elatius* pendant leur période végétative, exprimée par unité de surface de sol effectivement occupée par les populations (A) et par unité de surface de sol de leur communauté (B).

Étude de quelques caractéristiques écophysiologiques (niveau de la plante entière) des deux espèces : les populations des deux espèces ont été cultivées en l'absence de toute compétition, en phase végétative, à trois niveaux de disponibilité en N_{min} (0, 1, 10, 100 meq.NI⁻¹) et deux niveaux d'éclairement, en partant de l'hypothèse qu'en l'absence de toute compétition, les deux espèces utilisaient différemment une même disponibilité en N_{min} (MORAND, 1987).

Relativement à *A. odoratum*, *A. elatius* possède des caractéristiques qui l'apparente aux génotypes des milieux «riches» («competitive species» selon GRIMÉ, 1977) : une vitesse de croissance potentielle élevée (Fig. 1 - Eclairement fort - 10,0 meq.NI⁻¹ - M.S. aérienne et racinaire), donc des «besoins» en N_{min} faibles induisant des prélèvements d' N_{min} élevés et satisfaisants lorsque la disponibilité en N_{min} est élevée ; une forte efficacité d'utilisation de l'N pour la croissance (Fig. 2) ; une répartition des assimilats orientée vers la croissance aérienne et donc la croissance de la plante entière (Fig. 1 - Eclairement fort - 10,0 meq.NI⁻¹ - M.S. aérienne / M.S. racinaire), lui conférant une aptitude à la compétition pour l'espace aérien et souterrain caractéristique des espèces de ces milieux «riches» encombres.

Relativement à *A. elatius*, *A. odoratum* possède des caractéristiques qui l'apparente aux génotypes des milieux «pau-

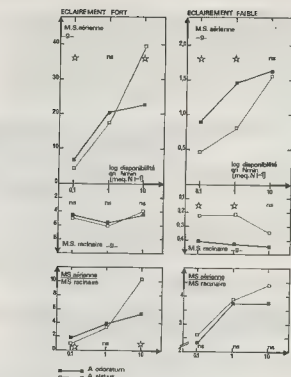


FIG. 1 — Production de matière sèche aérienne et racinaire, rapport M.S. aérienne / M.S. racinaire à la récolte d'*A. odoratum* et d'*A. elatius* toutes populations confondues.

Différence entre les deux espèces significative au seuil de 5 % N.S. Différence entre les deux espèces non significative

vres» («stress tolerant species» selon GRIMÉ, 1977) : une vitesse potentielle de croissance faible (Fig. 1 - Eclairement fort - 10,0 meq.NI⁻¹ - M.S. aérienne et racinaire), donc des «besoins» en N_{min} faibles induisant des prélèvements d' N_{min} faibles en équilibre avec la disponibilité en N_{min} de ces milieux très peu encombres ; une croissance potentielle lente due à une répartition des assimilats orientée vers les racines et les réserves carbonées (Fig. 1 - Eclairement fort - 10,0 meq.NI⁻¹ - M.S. aérienne / M.S. racinaire) ; une faible efficacité d'utilisation de l'N pour la croissance (Fig. 2).

Mais dans une gamme de disponibilité en N_{min} qui leur est propre, faibles disponibilités en N_{min} pour *A. odoratum* et disponibilités élevées pour *A. elatius*, les deux espèces possèdent cette aptitude à la compétition : M.S. aérienne, M.S. totale, M.S. aérienne / M.S. racinaire plus élevées pour *A. odoratum* que pour *A. elatius* avec de faibles disponibilités en N_{min} et inversement pour les disponibilités élevées (Fig. 1). Ceci explique que les deux espèces coexistent dans des milieux encombres tels que les communautés 1 et 2.

La disponibilité en N_{min} est à l'origine de différences de production de M.S. aérienne entre *A. odoratum* et *A. elatius* ; en transposant cette situation *in situ*, pour une disponibilité en N_{min} donnée, l'espèce qui aurait la vitesse de croissance la

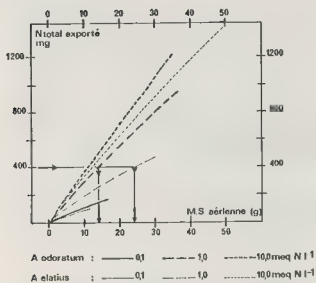


FIG. 2. — Efficacité d'utilisation de l'azote pour la croissance aérienne d'*A. odoratum* et d'*A. elatius* toutes populations confondues (culture à fort éclaircissement). Cette efficacité se définit comme étant la quantité de M.S. produite pour une quantité donnée d'azote absorbé par la plante, pour une disponibilité en N_{min} donnée, indépendamment de vitesses de croissance et d'absorption. Efficacité d'utilisation de l'N pour la croissance aérienne, pour la croissance de la plante entière d'*A. odoratum* inférieure à celle d'*A. elatius*, quelle que soit la disponibilité en N_{min} , quel que soit l'éclaircissement.

plus faible subirait à plus ou moins long terme l'ombrage créé par l'espèce dont la vitesse de croissance serait la plus élevée. Ce schéma permettrait d'expliquer :

1) l'élimination d'*A. odoratum* des milieux « riches » à cause d'une nutrition carbonée insuffisante (car dominée en

taille par des espèces telles qu'*A. elatius*). Mais si *A. odoratum* existe dans des milieux tels que la communauté 2, c'est qu'elle tolère l'ombrage (Fig. 1 - comparer les éclaircissements forts et faibles : avec un éclaircissement limitant, la baisse de production d'*A. odoratum* est proportionnellement moindre que celle d'*A. elatius*). Cette tolérance à l'ombrage équilibre le désavantage d'*A. odoratum* dans les communautés telles que la communauté 2, désavantage provenant d'une taille (potentielle) inférieure à celle d'espèces telles qu'*A. elatius*.

2) l'élimination d'*A. elatius* des milieux « pauvres » et fermés (car dominée en taille par des espèces telles qu'*A. odoratum*). Par ailleurs, *A. elatius* est une espèce qui exige une disponibilité en N_{min} minimum pour assurer ses biosynthèses sans carence, plus élevée que celle requise par *A. odoratum* : sans faire intervenir de phénomènes de compétition, avec la disponibilité en N_{min} de la communauté 0 (milieu ouvert), *A. elatius* ne serait pas viable.

RÉFÉRENCES

- DELPECH, R., (1975). — Contribution à l'étude expérimentale de la dynamique de la végétation prairiale. Thèse de Doctorat es Sciences Naturelles, Université de Paris-Sud, Orsay, 114 p. + annexes
- GRIME, J.P., (1977). — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevant to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111 : 1169-1194.
- MORAND, D., (1987). — Relations entre la croissance et l'alimentation azotée de quelques populations d'*Anthoxanthum odoratum* L. et d'*Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl var. *vulgare* Koch., du Bassin Parisien. Thèse de Doctorat en Sciences, Université de Paris-Sud, Orsay, 181 p. + annexes
- THURSTON, J.M., WILLIAMS, E.D., JOHNSTON, A.E., (1976). — Modern developments in an experiment on permanent grassland started in 1856 : effects of fertilisers and lime on botanical composition and crop and soil analysis. *Annals of Agronomy*, 27, 1043-1082.

PLASTICITÉ NIDIFICATRICE DES SCARABAEOIDEA COPROPHAGES AU SAHEL*

par Daniel ROUGON et Christiane ROUGON

Laboratoire d'Écologie Animale, Faculté des Sciences,
Université d'Orléans, B.P. 6759 — 45067 ORLÉANS Cedex 2

Le comportement nidificateur des Scarabaeoidea coprophages intervenant dans la fertilisation des sols sableux a été étudié en République du Niger dans le domaine sahélier.

Le Niger est une des régions les plus chaudes du monde. Il est traversé par l'équateur thermique d'Est en Ouest. La température moyenne annuelle est très élevée (29°C). La sécheresse d'octobre à mai (8 mois) se révèle un trait marquant de ce climat sahélier.

Sous ces conditions climatiques contraignantes les bouses de zébu présentent des caractéristiques très différentes de celles des pays tropicaux humides et des pays tempérés :

- poids moyen de 1 kg,
- teneur moyenne en eau de 71 % (inférieure de 12 % par rapport aux autres régions du globe) qui leur confère une consistance moins pâteuse.
- déshydratation très rapide en saison sèche. Au bout de 10 jours la bouse totalement sèche (véritable caillou) ne sert plus que d'abri à la faune du sol (Termites, Arachnides...).
- température interne élevée (25,0°C ± 6,8°C en janvier, 36,6°C ± 5,1°C en avril).

Ce microclimat extrême impose aux Scarabaeoidea coprophages pour survivre des adaptations particulières : plasticité nidificatrice, cleptoparasitisme et cycles biologiques courts

I — L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT NIDIFICATEUR «IN SITU» ET AU LABORATOIRE, DES PRINCIPALES ESPÈCES DE SCARABAEIDAE SAHÉLIENS MET EN ÉVIDENCE TROIS CARACTÈRES IMPORTANTS :

a) étaient des galeries en saison sèche sur sol sableux

Au Sahel, en saison sèche, les Scarabaeidae coprophages qui nidifient dans le sol sableux étaient par un enduit stercoral leurs puits et galeries d'accès aux nids évitant ainsi leur

effondrement. Selon les espèces, l'épaisseur de cette pellicule d'excréments varie entre 1,1 mm chez *Onitis alexis* Klug et 1,5 mm chez *Euoniticellus intermedius* (Reiche) et *Ontophagus gazella* (Fabricius).

b) nidification stratifiée

Pour survivre aux conditions climatiques drastiques régnant en saison sèche et chaude dans les bouses, les Scarabaeidae sahéliers ont adopté une nidification stratifiée évitant ainsi toute compétition interspécifique. L'étagement des nids va de la surface du sol jusqu'à 50 cm de profondeur.

Oniticellus formosus Chevrolat, espèce endocopride, élabore des pilules de ponte sphériques (1,23 cm ± 0,1 cm de diamètre) à l'intérieur de la bouse et à l'interface sol-bouse. Pour nidifier cette espèce a besoin de bouses très volumineuses. Ce type de nidification présente une économie d'énergie, l'espèce n'enfouissant pas son nid dans le sol. Son cycle de développement se déroule en 38 jours.

Les trois autres espèces *O. alexis*, *E. intermedius*, *O. gazella*, paracoprides, nidifient sous la bouse. Afin d'éviter la déshydratation rapide des excréments, ces trois espèces enfouissent dans des délais très courts une masse stercorale importante servant à la nidification de leur progéniture.

E. intermedius édifie son nid à une faible profondeur dans le sol (3 à 8 cm). Ce nid est composé de six masses stercorales de «type onitidien» (3 cm de côté) formées chacune de 4 à 6 boudins accolés de 8 mm de diamètre. Cette architecture compacte protège davantage la progéniture des conditions climatiques sévères (sécheresse) que les nids sous forme de pilules ovoïdes. Cette espèce se développe en 28 jours.

O. gazella nidifie un peu plus profondément dans le sol (20 à 15 cm de profondeur). L'architecture du nid représente un réseau de galeries où sont localisées des pilules ou cellules pédotrophiques de 2,6 cm ± 0,4 cm de longueur sur 1,4 cm ± 0,28 cm de diamètre. La durée du cycle de développement est de 41 jours.

O. alexis le plus gros Scarabaeidae de saison sèche au Sahel élabore un nid imposant de «type onitidien» à une profondeur comprise entre 28 et 46 cm. Ce nid volumineux se compose de 7 ± 3 boudins accolés (longueur : 11 cm ± 2,3 cm, largeur : 6,75 cm ± 1,5 cm). Chaque boudin renferme 2 à 3 loges contenant un seul œuf. Cette espèce se développe en 112 jours au Sahel alors qu'*Onitis caffer* présente un cycle de

* Texte correspondant à un exposé sur panneau présenté aux Journées de la Société d'Écologie, janvier 1988

2 ans en Afrique du Sud.

Onitis alexis joue un rôle primordial dans l'enfouissement des excréments de zébu au Sahel (250 g de fèces enfouis à partir de bouses de 1 kg).

c) élaboration de types différents de nids selon les saisons

Certaines espèces comme *E. intermedius* pour survivre toute l'année au Sahel élaborent des types différents de nids selon l'état hydrique du sol.

En saison sèche la nidification, chez cette espèce, s'effectue selon le «type onitidien» (teneur en eau du sol sous-jacent à la bouse < à 1 %).

En revanche, en saison des pluies, la nidification a lieu selon le «type ontophagien». Pendant cette saison la teneur en eau (2 à 10 %) du sol sous-jacent à la bouse évite le dessèchement des pillules de ponte et permet un développement normal de la progéniture.

Cette plasticité nidificatrice en fonction des saisons est remarquable chez cette espèce. Elle lui permet de se maintenir dans toute l'Afrique et explique sa facilité d'introduction dans d'autres régions du globe (Australie, Nouvelle Calédonie).

II — L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT DES APHODIIDAE SAHÉLIENS MET EN ÉVIDENCE UN PHÉNOMÈNE ADAPTATIF AUX RÉGIONS SEMI-ARIDES : LE CLEPTOPARASITISME

Les Aphodiidae : *Niatul bayeri* Endrödi, *Niatul lividus* (Olivier), *Niatul nigrita* (Fabricius), *Mesontoplatys rougont* (Petrovitz), ne pouvant survivre en saison sèche dans les conditions thermiques et hydriques régnant à l'intérieur des bouses développent un comportement cleptoparasite envers

les Scarabaeidae (*O. alexis*, *E. intermedius*, *O. gazella*). Ils profitent de l'enfouissement rapide des fèces (moins de 48 h) par les Scarabaeidae plus gros pour assurer leur développement normal dans ces réserves stercorales souterraines. Soit les Aphodiidae imago sont descendus passivement par les Scarabaeidae au moment de la confection de leur nid, soit ils recherchent activement la matière stercorale enterrée par ces Scarabaeidae. Ces deux processus coexistent probablement. Les larves d'Aphodiidae cleptoparasites se développent jusqu'au troisième stade larvaire à l'intérieur des loges pédotrophiques hébergeantes mais la phase nymphale se déroule vers l'extérieur.

En conclusion, au Sahel, pour pouvoir se maintenir en saison sèche, les Scarabaeoidea adaptent leur comportement nidificateur aux conditions de vie extrêmes. Ainsi ce comportement n'est-il pas fixé et immuable mais modulable selon les conditions du moment.

BIBLIOGRAPHIE

- ROUGON, C., et ROUGON D., (1980). — Contribution à la biologie des Coléoptères coprophages en région sahélienne. Étude du développement d'*Onthophagus gazella* F. (Coleoptera : Scarabaeinae). *Rev. Ecol. Sol.*, 17 (3) : 379-392.
- ROUGON, D., (1987). — Coléoptères coprophiles en zone sahélienne : étude biocénétique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de la matière organique du sol. Thèse Doct. Etat Sci. Univ. Orléans : 324 p.
- ROUGON, D., et ROUGON C., (1980). — Le cleptoparasitisme en zone sahélienne : phénomène adaptatif d'Insectes Coléoptères coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, sér. D., 291. 417-419.
- ROUGON, D., et ROUGON, C., (1982a). — Le comportement nidificateur d'*Onitis alexis* Klug en région sahélienne (Col. Scarabaeidae Onitini). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 87 (1-2) : 15-19.
- ROUGON, D., et ROUGON, C., (1982b). — Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Onitucellini en zone sahélienne. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 87 (7-8) : 272-279.

Tribune

SUR LES RELATIONS ENTRE TYPES BIOLOGIQUES ET STRATÉGIES ADAPTATIVES CHEZ LES VÉGÉTAUX

par Philippe JULVE

Station de Phytosociologie, Haendries — 59270 BAILLEUL

C'est au début du siècle qu'à la suite des remarques d'auteurs anciens le botaniste danois RAUNKIAER (1904 et passim) a défini des types biologiques épharmoniques chez les végétaux (voir RAUNKIAER 1934 par exemple). Voilà une dizaine d'années que le botaniste anglais GRIME (1977) a renouvelé le concept de stratégie adaptative issu des travaux de Mac ARTHUR & WILSON (1967) et PIANKA (1970), en posant l'hypothèse de trois stratégies primaires chez les végétaux. Pour cet auteur, les facteurs externes limitant la biomasse végétale peuvent être répartis dans deux catégories :

- les stress, qui rassemblent les conditions restreignant la production,
- les perturbations, associées aux destructions partielles ou totales de la biomasse.

La combinaison de ces catégories implique selon GRIME les trois stratégies primaires (Fig. 1).

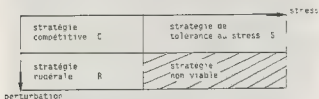


FIG. 1. — Les stratégies primaires chez les végétaux selon GRIME (1977).

Si les rapports entre stratégie C et phanérophytes d'une part, stratégie R et thérophytes d'autre part, peuvent être facilement perçus dans les travaux de plusieurs auteurs (par ex. GADGIL et SOLBRIG 1972, HARPER 1977, DAGET 1980), on a habituellement peu d'indications sur les relations avec les autres types biologiques. En fait il apparaît que les chaméphytes correspondent en majorité à la stratégie S, le stress étant souvent d'ordre trophique (milieux oligotrophes pauvres en azote), hydrique (adaptation à la sécheresse climatique ou physiologique), ou calorique (adaptation au

froid : toundra, étage «alpins»). De plus : la stratégie non viable de GRIME paraît être réalisée chez les végétaux : il s'agirait de la stratégie géophytique. Dans le cas des géophytes vernaux forestiers des régions tempérées par exemple, la perturbation correspondrait à l'importante réduction lumineuse liée à la foliaison des arbres, également à la prédation préférentielle exercée par certains animaux (FALINSKI 1986), le stress étant lié au faible apport calorique des froides températures de printemps qui ralentit la photosynthèse mais aussi la mise à disposition des nutriments du sol.

Chez les groupements à géophytes des cultures de vignes en climat subcontinental (*Muscario-Allion* des phytosociologues), la perturbation serait liée à la destruction par les labours et les phytocides, le stress à l'oligotrophie des milieux hypercalcaïques sur lesquels on établit habituellement ces vignes, de même qu'à leur sécheresse édaphique. Le schéma des stratégies primaires de GRIME s'en trouverait alors modifié (Fig. 2).

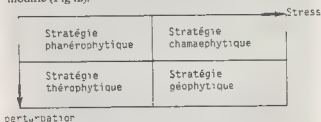


FIG. 2. — Relations entre types biologiques et stratégies adaptatives dans le schéma de GRIME (cf. fig. 1).

Quand un milieu présente une ambiance écologique marquée par une des quatre combinaisons de GRIME, il devrait favoriser la dominance du type biologique le mieux adapté. Si l'on tient compte de la représentation statistique des différents types biologiques dans la ou les communautés concernées, ces stratégies valables pour des populations devraient donc être transposables aux communautés : ceci signifie que les relations sociologiques des plantes peuvent être appréhendées en partie à l'aide des types biologiques

Quant aux hémicryptophytes, leur stratégie est la plus performante (le plus grand nombre d'espèces végétales sur terre, colonisant tous les milieux) car la moins tranchée : il pourrait s'agir d'une stratégie secondaire au sens de GRIME, que l'on peut intégrer selon le schéma de la figure 3

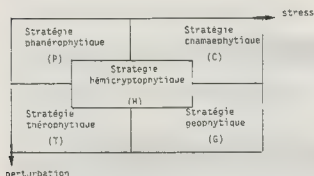


FIG. 3 — Les stratégies adaptatives fondamentales des végétaux dans leurs rapports avec l'intensité des facteurs affectant la biomasse

Il existe d'autres stratégies secondaires qui assurent la transition entre ces types et ainsi le positionnement de certaines espèces sur le schéma. Ainsi les bisannuelles sont intermédiaires entre H et T, les «géophytes» à rhizome entre H et G, les «chamaephytes» herbacées entre H et C, les «rubroïdes» entre H et P. De même, chez les phanérophytes, les arbres nomades héliophiles tendent vers T, les arbustes tendent vers C. Chez les chamaephytes, les succulentes tendent vers P, les chamaephytes en coussinets vers G.

La totalité des autres types biologiques, parfois confondus avec des types de croissance, qui ont été définis («héliophytes», «hydrophytes», «lianes» etc.) apparaissent rapportables à l'un des cinq types fondamentaux, de même que les types instaurés pour les bryophytes, les lichens et les algues.

On peut souligner la convergence de la formulation présentée avec les concepts de la «nouvelle phytosociologie», qui recherche les combinaisons sociologiques qualitatives à l'intérieur de communautés homogènes ou pas trop différentes du point de vue des stratégies de vie (sociétés in JULVE 86 (85) ou synusies in GILLET 1986, le second terme étant préférable). On est alors amené à percevoir les liens sociologiques étroits non plus seulement dans une espace «horizontal» à deux dimensions, comme le font les techniques classiques, mais dans un «espace-temps», l'espace étudié étant dans ce cas un volume et le temps étant perçu par la dynamique de succession des communautés mais également par leur phénologie et le stade ontogénique de leurs espèces. Concrètement en forêt par exemple on analyse séparément les synusies arborescentes (1 ou 2), arbustives intraforestières, herbacées vernalles (le cas échéant), estivales, d'ourlets internes, de chablis (herbacées et ligneuses), muscinales épiphytiques etc. et on les compare aux unités homologues d'autres types forestiers.

Les relations spatiales et fonctionnelles de ces synusies s'expriment dans la phytocoenose qui les rassemble, laquelle peut dans une seconde étape (intégrée) être décrite et analysée fonctionnellement. D'autres niveaux d'intégration peuvent être analysés jusqu'aux échelles paysagères et au-delà (cf. auteurs précités).

La conception sur laquelle repose le schéma présenté pourrait être utile dans la description et la compréhension des successions naturelles et provoquées mais également dans leur prévision dans le cadre d'actions de génie écologique. Pour favoriser la prépondérance dans une station d'un type de stratégie, à des fins conservatoires pour certaines espèces par exemple, on pourrait modifier l'intensité relative de stress et de perturbations dont la nature aurait préalablement été recherchée : par exemple un léger enrichissement trophique et l'absence de toute perturbation favoriseraient l'apparition naturelle des ligneux, une perturbation intense (labour etc.) favoriseraient les thérophytes, un assèchement progressif du sol (drainage) dans un milieu déjà contraignant (tourbières par exemple) favoriseraient l'apparition des chamaephytes etc.

BIBLIOGRAPHIE

- DAGET, Ph., (1980). — Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (cas de thérophytes). In Barbault, R., Blandin, P., Meyer, J.-A. : *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris : pp. 29-114.
- FALINSKI, J.-B., (1986). — Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Geobotany* 8 : 1-537. Junk publ., Dordrecht
- GADGIL, M. & SOLBRIG, O.-T., (1972). — The concept of r and K selection : evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *Am. Nat.*, 106 : 14-31
- GILLET, F., (1986). — *Les phytocoenoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse, Besançon, 604 p. + 100 tab.
- GRIME, J.-O., (1977). — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111 : 1169-1194.
- HARPER, J.-L., (1977). — *Population biology of plants*. Academic Press 892 p.
- JULVE, Ph., (1986) (85). — Problèmes conceptuels dans la définition des unités de perception du paysage végétal en rapport avec la géomorphologie. *Coll. Phytosoc. XIII «Végétation et Géomorphologie»*. Baillière 1985 pp. 65-84.
- MAC ARTHUR, R.-H. & WILSON, E.-O., (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, 203 p.
- PIANKA, E.-R., 1970. — On r and K selection. *Am. Nat.*, 104 592-597.
- RAUNKIAER, C., (1904). — Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. *Botanisk Tidsskrift* 26 (Sur les types biologiques, avec références à l'adaptation des plantes à la survie en saison défavorable).
- RAUNKIAER, C., (1934). — The life forms of plants and statistical plant geography. Collected papers, Clarendon publ., Oxford, 632 p.

RÉSUMÉS DE THÈSES

FEER François. — **Stratégies écologiques de deux espèces de Bovidés sympatriques de la forêt sempervirente africaine (*Cephalophus callipygus* et *C. dorsalis*) : influence du rythme d'activité.** Thèse de doctorat d'état soutenue le 22 juin 1988 à l'Université Pierre et Marie Curie et au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, 398 p. ; JURY : J. DORST, R. BARBAULT, P. PFEFFER, K. DAJOZ, H. PUIG, G. DUBOST.

Les Céphalophinés forment une des sous-familles de Bovidés africains les plus homogènes puisqu'ils habitent, à une exception près, les formations forestières tropicales où ils constituent dans chaque bloc forestier des ensembles d'espèces sympatriques. Ils conviennent donc particulièrement à des études d'écologie comparée.

Les deux espèces étudiées vivent en complète sympatrie puisqu'elles se partagent la même forêt sempervirente, mais leurs périodes d'activité sont tout à fait distinctes puisque l'une est strictement diurne (*Cephalophus callipygus*) et l'autre nocturne (*C. dorsalis*). Il est donc possible de mesurer précisément l'influence du rythme d'activité en tant que paramètre spécifique sur les stratégies d'occupation et d'exploitation du milieu, en inter-relation avec les autres paramètres et ceux de l'environnement chez ces deux espèces phylogénétiquement et morphologiquement très proches (poids corporel de 20 à 22 kg). La coexistence proche de ces deux espèces amène à poser la question du rôle de la différence de rythme à côté d'autres facteurs de séparation écologique sur la structuration et l'évolution de la guildes des grands Mammifères terrestres frugivores dont elles font partie.

Les données écologiques ont été réunies durant deux années au N.E. du Gabon (Makokou). Dans une réserve naturelle, 17 individus des deux espèces ont été marqués et suivis par radio-télémétrie. Des échantillons (N = 490) ont, en outre, été collectés auprès des chasseurs locaux, de manière à pouvoir analyser le régime alimentaire, la structure des populations et la reproduction. Des mesures de la structure du sous-bois et de la répartition dans le temps et l'espace des ressources alimentaires ont été faites.

CHOIX DU BIOTOPE, MODE D'UTILISATION DE L'ESPACE ET RYTHME D'ACTIVITÉ

La structure du milieu, mesurée par la visibilité à travers la végétation du sous-bois, a été mise en relation avec le type d'activité. Un point commun aux deux espèces se dégage : la phase de repos a lieu dans les parties denses du domaine vital et ceci de manière d'autant plus marquée que le repos est prolongé (ex : gîte diurne de l'espèce nocturne). En activité, *C. dorsalis*, nocturne, fréquente les zones les plus dégagées, alors que l'espèce diurne, *C. callipygus*, module son choix du

biotope selon l'intensité de son activité.

Les domaines vitaux des femelles adultes des deux espèces et des mâles adultes de *C. callipygus* sont stables et s'étendent sur 40 ha environ. Le domaine du mâle adulte *C. dorsalis* observé est environ deux fois plus étendu. Le mode d'utilisation de l'espace présente des différences notables. *C. dorsalis* à une activité nocturne concentrée et intensive comparée à celles de *C. callipygus*, qui est nettement plus dispersée et extensive, avec des déplacements journaliers environ deux fois plus importants. Ceci correspond d'ailleurs bien aux différences morphologiques de l'appareil locomoteur, de type semi-courreur chez l'espèce diurne et marcheur chez l'espèce nocturne.

Le choix du biotope interprété comme un comportement anti-prédateur montre l'importance de la vision durant la vie diurne. La valeur d'écran visuel de la végétation et la relative protection offerte par l'obscurité implique une plus grande indépendance de l'espèce nocturne en activité vis-à-vis de la structure du milieu, tandis que l'espèce diurne est contrainte de moduler son activité en fonction du milieu pour assurer sa sécurité.

ALIMENTATION ET EXPLOITATION DES RESSOURCES EN FRUITS

Le régime alimentaire est basé sur les fruits (86 à 89 % du poids sec des contenus stomacaux) avec toujours la présence de feuilles. Les variations saisonnières de composition des régimes en fonction des disponibilités du terrain montrent que les animaux profitent de l'abondance saisonnière des feuilles quand les fruits sont les plus rares. *C. callipygus* tend davantage à diversifier son régime que *C. dorsalis*, ce qui se manifeste également au niveau du nombre d'espèces de fruits consommées, plus élevé de 11 % (N = 110) chez la première espèce.

L'indice de recouvrement des régimes est élevé à cause de la forte consommation d'un petit nombre d'espèces communes. Les différences apparaissent sur leur mode de consommation : *C. dorsalis* a tendance à en consommer des quantités relatives plus grandes que *C. callipygus*. Les différences de consommation des parties de fruit peuvent s'expliquer par les capacités physiques des animaux (puissance de l'appareil masticateur) ou par la disponibilité de ces parties de fruit (différence jour-nuit dépendant de la chute des fruits et de l'action des concurrents frugivores). La recherche de l'aliment le plus nutritif (pauvre en fibres et riche en protéines) serait à la base de la préférence commune pour les graines particulièrement pendant la saison pauvre en fruits.

Le caractère extensif de l'utilisation de l'espace de *C. callipygus* lui permet d'exploiter des ressources plus variées, plus

rare et dispersées. Il module ses déplacements en fonction de la fréquence des sites de fructification contrairement à *C. dorsalis* qui modifie l'intensité de son activité sur place selon l'abondance locale des ressources.

VIE SOCIALE, POPULATIONS ET REPRODUCTION

Le suivi des individus marqués permet de mettre en évidence des groupes sociaux isolés les uns des autres formés d'un mâle adulte et d'une ou deux femelles adultes accompagnées de leurs jeunes. Chez *C. callipygus*, le domaine vital du mâle recouvre complètement les domaines superposés des femelles adultes. Chez *C. dorsalis*, elles sont isolées l'une de l'autre avec le domaine du mâle très étendu les recouvrant.

Ce qui est connu du comportement social correspond avec les possibilités de contact social et le degré d'isolement des adultes. Alors que *C. callipygus* possède deux moyens de communication indirects (dont un marquage visuel) et un large éventail de comportements de contact, *C. dorsalis* se distingue par l'usage du seul marquage olfactif, par sa tendance à l'isolement et par ses comportements sociaux pauvres et peu intenses. Grâce aux possibilités visuelles, l'espèce diurne a enrichi son comportement social et montre une réelle cohésion sociale, alors que l'espèce nocturne, dont les individus sont beaucoup plus dispersés, est nettement plus solitaire.

L'étude d'un échantillon de population met en évidence une mortalité élevée chez les femelles adultes *C. dorsalis* liée à leur reproduction précoce et de faibles effectifs d'adultes des deux sexes. Le taux de reproduction de *C. dorsalis* est d'environ 1 jeune/O/an supérieur à celui de *C. callipygus* qui est de 0,6 jeune/O/an. Il semble exister une relation entre la dynamique de la population et sa densité plus forte chez *C. callipygus* (13-15 ind./km²) que chez *C. dorsalis* (7-9 ind./km²).

La reproduction est continue, avec néanmoins des fluctuations saisonnières : on observe un plus grand nombre de naissances en petite saison sèche chez *C. callipygus*, et en grande saison des pluies chez *C. dorsalis*, soit au début ou à la fin de la période la plus riche en fruits. L'hypothèse d'un rôle de facteur ultime joué par les quantités de ressources alimentaires sur le cycle de reproduction peut être proposée.

BILAN COMPARATIF DES DEUX ESPÈCES

Un ensemble de traits écologiques communs apparaissent chez *C. callipygus* et *C. dorsalis* :

- des domaines vitaux stables et de surface semblable,
- une reproduction continue avec des fluctuations peu marquées et parallèles,
- une alimentation basée sur les fruits.

Étant donné la similitude de taille et de poids, des besoins énergétiques et nutritifs on comprend pourquoi ces espèces qui exploitent le même terrain présentent ces ressemblances. Mais à côté de cela, il a été mis en évidence de nombreuses différences dans :

- le choix du biotope dû à des contraintes propres à la place de la période active,
- la vie sociale où l'introduction du facteur visuel accroît la diversité et l'intensité des contacts sociaux, directs ou indirects.

— la densité et la dynamique des populations.

Il en découle des modes d'utilisation de l'espace et des ressources sensiblement différents avec une activité extensive et modulable liée à la vie diurne et une activité concentrée liée à la vie nocturne.

Bien que superficiellement semblables au niveau morphologique, il faut souligner que les deux Céphalophes étudiés présentent de nombreuses différences dans les détails qui sont plus ou moins directement corrélées au rythme d'activité.

Les caractéristiques liées au rythme peuvent-elles être généralisées à d'autres espèces ? Deux ruminants de petite taille sont présents dans la région d'étude : *Cephalophus monticola* (5 kg) et *Hyemoschus aquaticus* (10 kg), un Tragulidé. La première espèce, diurne, se rapproche de *C. callipygus* mais possède un ensemble de caractères liés à sa petite taille. *H. aquaticus*, nocturne comme *C. dorsalis*, lui ressemble par beaucoup d'aspects malgré le décalage de taille et de niveau phylogénétique. La comparaison avec ce qui est connu d'autres espèces diurnes ou nocturnes appartenant par exemple aux Tragulidés asiatiques ou aux Rongeurs Dasyproctidés du Nouveau Monde, confirme les tendances que

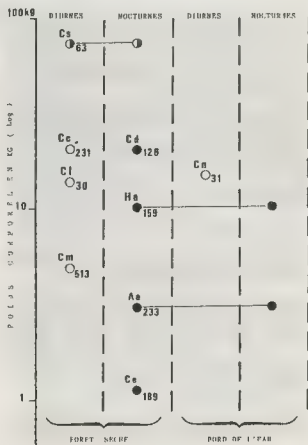


FIG. 1. — Mammifères terrestres frugivores de plus de 1 kg de la forêt gabonaise (Rongeurs — *Criconomys emini* : Ce, *Atherurus africanus* : Aa, Artiodactyles — *Cephalophus monticola* : Cm, *Hyemoschus aquaticus* : Ha, *C. leucogaster* : Cl, *C. nigrifrons* : Cn, *C. callipygus* : Ce, *C. dorsalis* : Cd, *C. sylvicultor* : Cs) rangés selon leur poids corporel, leur biotope et leur rythme d'activité (cercle blanc : diurne, cercle noir : nocturne, cercle noir et blanc : nocturne et diurne). La biomasse estimée en kg/km² est indiquée pour chaque espèce.

nous avons associées à l'un ou à l'autre des modes de vie et semble indiquer une plus grande uniformité des nocturnes par rapports aux diurnes chez lesquels il existe apparemment davantage d'interdépendance des facteurs taille, structure physique du milieu, prédation à l'origine de plus de diversité des profils socio-écologiques.

CONCLUSION

Dans la guildes formée par les Mammifères frugivores terrestres de plus de 1 kg, les Céphalophes occupent une place importante à côté d'un Tragulidé et de deux Rongeurs (Fig. 1). La séparation écologique de ces espèces se fait de trois manières principales. Les différences de taille corporelle contribuent à diminuer les recouvrements des régimes alimentaires. Une compétition alimentaire potentielle est envisageable pour le reste des espèces dont les tailles sont très proches. On remarque qu'elle se différencie toutes par le rythme d'activité, le biotope ou les deux à la fois. La fréquentation de biotopes partiellement différents évite certaines interactions compétitives, mais si la différence de rythme permet d'échapper à toute interaction directe, elle n'exclut théoriquement pas un effet indirect. Il apparaît d'après notre étude que les différences du mode d'exploitation des ressources entre espèce nocturne et diurne pourraient favoriser la cohabitation d'espèces proches plus ou moins complémentaires. Le rythme serait donc un axe important de la séparation écologique des espèces au sein de cette communauté en supposant que la compétition pour les ressources alimentaires est ou a été le principal facteur sélectif.

Des données manquent encore pour expliciter la place de certaines espèces (ex. *C. leucogaster*) ou l'absence d'autres. D'après les tendances diurnes qui caractérisent les Céphalophes connus, il est vraisemblable que la nocturnité a été une spécialisation secondaire dans ce groupe.

RESCHÉ-RIGON, Frédérique. — Quelques aspects de la compétition entre ongulés sauvages et domestiques ; étude des relations entre chamois et moutons dans une vallée du Mercantour. Thèse de doctorat soutenue le 20 novembre 1987 à l'université scientifique, technologique et médicale de Grenoble, 123 p. ; JURY : P. OZENDA, G. PAUTOU, C. BERDUCOU, M. BARBERO, J. CLAUDIN, M. DUBOST.

Les espaces dits « naturels » sont rarement l'objet d'une utilisation unique ; la règle en la matière serait plutôt celle du multi-usage. Le cas des alpages situés en zone protégée, pâturés à la fois par des ongulés sauvages et des ongulés domestiques, représente bien ce type d'espace, pour lequel des intérêts apparemment contradictoires semblent s'affronter. Les interactions entre animaux peuvent se situer à différents niveaux, spatiaux, alimentaires, sanitaires. L'étude présentée dans cet article se préoccupe essentiellement du niveau trophique. Elle a pour cadre le Parc National du Mercantour. Dans ce Parc, les inter-relations concernent le plus souvent chamois et moutons, les espèces aux plus forts effectifs. Une hypothèse de compétition décalée dans le temps y est fréquemment retenue : les ovins présents l'été consommant les réserves hivernales des chamois. Elle a été envisagée

Ce travail est abordé dans le cadre d'un programme de recherches, le programme « Formations Pâturées d'altitude », qui regroupe un ensemble de projets associant Parcs naturels et organismes de recherche. Le but en est de mieux connaître les mécanismes de fonctionnement des espaces pâturés d'altitude afin de résoudre diffé-

rents problèmes de gestion soulevés par les Parcs. La diversité des projets, des approches et des sites d'étude en fait un programme marqué par l'interdisciplinarité. Ce programme est intégré à l'opération Hautes Montagnes - France du programme « M.A.B. » (« Man and Biosphere ») lancé depuis 1971 dans le cadre de l'UNESCO.

1 — UNE TERMINOLOGIE ADAPTÉE. DES AXES DE RECHERCHE

1.1. DES DÉFINITIONS

Poursuivre un travail sur ce thème nécessite une mise au point conceptuelle et terminologique.

Le schéma 1 rappelle quelques situations et leur évolution possible. Les définitions explicites ci-dessous ont été choisies à l'issue d'un travail bibliographique.

(a) interférence, mécanisme par lequel un organisme ou une population réduit la capacité d'un ou d'une autre à utiliser les ressources, en lui en interdisant l'accès ou en nuisant à son développement ;

(b) exploitation, mécanisme dans lequel l'exploitation des ressources communes par l'un des organismes ou populations diminue leur disponibilité pour l'autre ;

(c) compétition spatiale, situation dans laquelle l'éviction d'une population entraînerait l'accroissement de l'autre, sans que la quantité des ressources fourragères communes soit insuffisante pour satisfaire les besoins des animaux présents ;

(d) compétition alimentaire, stade aggravé de la situation précédente, dans lequel la quantité des ressources fourragères communes est insuffisante pour satisfaire les besoins des animaux.

1.2. DES THÈMES DE RÉFLEXION

Six points se dégagent particulièrement :

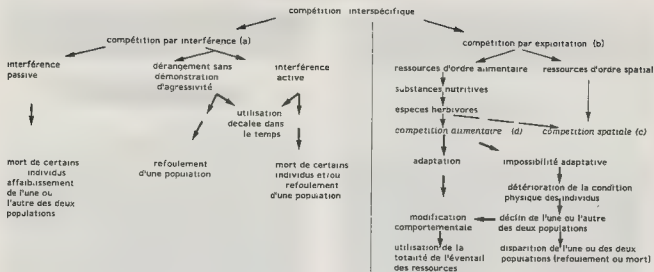
1. La validité d'une hypothèse de compétition ne se juge qu'avec une connaissance minimale du comportement spatial des espèces ; la délimitation des espaces vitaux et des domaines saisonniers doit faire l'objet de travaux préliminaires ;

2. Pour juger de l'existence d'une compétition alimentaire, la connaissance de l'offre alimentaire est indispensable. Cependant, cette étape de la quantification apparaît souvent difficile ;

3. Les conséquences des pressions compétitives tendent toutes à écarter les espèces compétitrices, soit dans l'espace (mort, refoulement), soit dans le temps (utilisation décalée), soit dans l'utilisation des ressources. Ces phénomènes de déplacement vont constituer les indices, ou les preuves de l'existence d'une compétition, spécialement quand le caractère limitant des ressources est difficilement démontable ;

4. Le phénomène de compétition ne doit pas seulement se poser en terme de présence ou d'absence, mais plutôt en terme de degrés ou de stades successifs. Par exemple, la compétition par exploitation comporte un premier stade, avec le recouvrement des espaces vitaux et des régimes alimentaires. Un deuxième stade quand les ressources communes apparaissent limitées. Déclin individuel ou collectif et séparation écologique constituent les stades ultérieurs ;

5. Le processus compétitif s'inscrit au cours du temps. L'interprétation d'un fait, selon que celui-ci est bien ou mal



LEGENDE

- * [] : définition ou description dans le corps du texte
- * compétition alimentaire : définition ou description se rapportant au cas particulier des herbivores ongulés
- * —> passage à une nouvelle définition ou description de situation, ou à un nouveau concept
- * —> conséquences des interactions compétitives, et étapes des processus dynamiques (quand ils sont menés à leur terme extrême)

SCHEMA 1. — La compétition interspécifique

situé dans ce processus peut conduire à des conclusions contraires. Par exemple, la séparation écologique peut signifier l'aboutissement d'une dynamique compétitive mais aussi l'absence de toute compétition. Cette difficulté accentue l'intérêt de connaître l'état initial de la situation, ou du moins de disposer de données sur une longue période ;

6. Quand ces données ne sont pas disponibles, l'approche expérimentale permettrait la reconstitution de situations passées, ou l'accélération de dynamiques compétitives. Bien que difficile à mettre en œuvre, le contrôle par suppression d'un compétiteur par exemple permettrait dans bien des cas d'avancer des conclusions.

1.3. UNE SPÉCIFICITÉ

Face à ces définitions concernant les relations entre herbivores en général et les ongulés en particulier, il faut souligner la spécificité de notre thème d'étude :

- spécificité d'une situation dans laquelle intervient l'homme en tant qu'élément contraignant. Seules les espèces sauvages sont susceptibles de réagir librement aux pressions compétitives. De plus, les modifications éventuelles observées dans le comportement des animaux sauvages peuvent être induites par la présence humaine ; la difficulté peut consister dans certains cas à déterminer quel est l'agent causal réel, l'homme ou le troupeau domestique ;

- spécificité d'une situation de montagne dans laquelle les ongulés sauvages doivent subir des conditions hivernales difficiles.

1.4. DES RÉSULTATS

Peu de travaux en Europe ont porté sur ce thème. Une majorité de ceux-ci a été menée dans le cadre du programme « Formations Pâturées d'altitude » ; en France, les connaissances acquises dans trois massifs ont permis de comparer les modèles saisonniers de distribution des ovins et des chamois ou isards :

- dans les espaces protégés des Alpes, les conditions climatiques sont difficiles. Les chamois hivernent sur les cimes ventées et les pentes herbeuses en adret que pâturent en été les ovins. Cette éventuelle compétition se ferait au détriment des chamois ;

- dans les espaces protégés des Pyrénées sud occidentales, le climat est plus doux et humide. Les isards hivernent en forêt au bas des estives, en dessous de la limite d'enneigement. Ils bénéficient même au printemps et en automne d'une repousse liée à la restitution ovine ;

- dans les espaces peu ou pas protégés, dont le Vercors constitue un bon exemple, les chamois restent localisés dans les forêts et les falaises. Il est très vraisemblable que chasse et tourisme occultent un éventuel conflit chamois/moutons.

Toutes ces données vont permettre de mieux aborder le problème tel qu'il se pose dans l'étude de cas à grande échelle.

2 — ÉTUDE À GRANDE ÉCHELLE

2.1. UNE MÉTHODOLOGIE

La production des ressources fourragères et le comportement spatial des animaux ont fait l'objet de différents travaux, indispensables pour l'évaluation des possibilités de compétition.

Les méthodes utilisées dans les études concernant la végétation et le troupeau ovin sont pour l'essentiel celles de l'INERM-CEMAGREF. Les chamois ont été dénombrés et localisés au cours d'observations depuis différents points d'arrêts sur un itinéraire fixe.

Le choix d'un même découpage de l'espace pour l'étude du comportement des ovins et des chamois a permis le croisement des données et l'évaluation de l'intensité de la co-utilisation :

$$U_i = \frac{C_i}{C_t} \times \frac{N_i}{N_t} \times 10\,000$$

U_i = indice de co-utilisation pour une zone i

C_i = charge en pâturage ovin pour i (pâturage estival, automnal ou total)

C_t = charge en pâturage ovin pour l'ensemble des zones

N_i = nombre de chamois observés durant la période hivernale sur i

N_t = nombre de chamois observés durant la période hivernale sur l'ensemble des zones.

2.2. LE MILIEU

Situé dans la haute vallée de la Gordolasque, l'alpage de La Valette s'inscrit en zone périphérique du Parc National du Mercantour, à la limite de la zone centrale, à des altitudes comprises entre 1500 m et 2500 m. D'exposition générale sud-est, il recouvre une superficie d'environ 600 ha.

La série de végétation concernée est celle du mélèze et du pin cembro, série de l'étage subalpin des Alpes sud occidentales. Les principales formations végétales se succédant des altitudes les plus basses aux plus hautes sont des prairies à *Festuca duriuscula*, mélèzeins et pinèdes à *Pinus sylvestris*, landes à *Juniperus nana*, pelouses à *Festuca scabriculum*, pelouses à *Festuca paniculata* ou à *Nardus stricta*.

2.3. LES ONGULÉS EN PRÉSENCE

● De juin à décembre, 850 ovins et 80 caprins pâturent sur l'alpage. Le gardiennage, semi-directif, limite au maximum le temps de présence du berger. Celui-ci ne peut donc imposer une exploration progressive par le troupeau. Cependant, les périodes automnale et estivale s'opposent et déterminent deux répartitions saisonnières distinctes : les crêtes sont utilisées en été, le tiers inférieur du versant en automne. La charge globale de l'alpage a été de 0,29 ovin/ha en 1984.

— de novembre à mai, les chamois, jusqu'à 200 individus, utilisent ce versant.

Les événements climatiques entraînent la succession durant l'hiver de phases d'expansion et de concentration des animaux. Les conditions less plus difficiles (mauvaise portance de la neige, chute récente) poussent alors les chamois à choisir des secteurs privilégiés, les stations refuges. Quand les conditions s'améliorent, en revanche, ils délaisent ces zones et entament un processus de réoccupation progressive de l'espace.

Le sud-ouest de l'alpage et les crêtes restent peu utilisés durant tout l'hiver.

— croisement des données : usage multispécifique.

Les résultats pour chaque secteur d'observation permettent d'élaborer une cartographie de l'usage multispécifique. Elle met en évidence un nombre limité de secteurs (5) faisant réellement l'objet d'un multi-usage.

A ce stade de connaissance, pour statuer sur l'existence ou l'absence de compétition entre chamois et moutons, il est nécessaire de s'appuyer sur les notions abordées dans le premier paragraphe. La compétition alimentaire se traduira par :

— soit une modification comportementale du chamois dans l'utilisation des ressources fourragères ;

— soit une sur-utilisation du pâturage sur les secteurs les plus concernés par le multi-usage, à mettre en relation avec le caractère limité des ressources ; (- soit une détérioration de la condition physique des chamois. Ce dernier point n'a pas été étudié).

2.4. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE DES CHAMOIS

Douze échantillons hivernaux de fèces de chamois ont fait l'objet d'analyses coprologiques. Myrtille et genévrier, deux espèces ligneuses connues comme potentiellement consommables, sont certes retrouvés dans tous les cas (myrtille seule dans 50 % des cas/genévrier nain dans 25 % des cas/myrtille et genévrier nain dans 25 % des cas). Mais leurs abondances relatives

Nombre de fragments de la catégorie considérée

$$(A\%) = \frac{\text{Nombre de fragments de la catégorie considérée}}{\text{Nombre de fragments comptabilisés}} \times 100$$

restent limitées ; l'abondance relative maximale est de 5 % pour les épidermes d'aiguilles de genévrier et de 5,25 % pour les épidermes de tige de myrtille.

Par contre, monocotylédones en général, et fétuques en particulier, sont toujours bien représentées, avec une abondance relative minimale de 65,25 % pour l'ensemble de la catégorie et de 20 % pour les fétuques seules.

Le chamois n'est pas un abrutisseur naturel. Une faible représentation des ligneux dans les échantillons tend donc à prouver qu'aucune contrainte portant sur les ressources alimentaires, y compris une compétition avec les ovins, n'a été assez forte pour pousser le chamois à délaisser son régime habituel, à base de graminées. Cette absence de modification du comportement alimentaire durant l'hiver 1984-85 correspond à l'inexistence d'un «déplacement» défini et considéré comme un indice ou une preuve de l'existence d'une compétition.

2.5. EXPLOITATION DES RESSOURCES FOURRAGÈRES

La sur-utilisation éventuelle du pâturage peut être évaluée d'après différents critères :

— tout d'abord, le coefficient d'exploitation, très inférieur à 1, laisse présager une sous-charge globale de l'alpage ;

— ensuite, aucun des cinq secteurs à fort usage multi-spécifique ne présente de dégradation nette attribuable à une fréquentation par les animaux ;

— enfin, après des études bibliographiques et les analyses coprologiques, des indices d'intérêt alimentaire ont été attribués aux espèces végétales présentes sur l'alpage. Non seulement les espèces sont bien souvent différemment appréciées par le chamois et le mouton, mais l'intérêt présenté par les faciès de végétation eux-mêmes varie en fonction de l'animal utilisateur. En particulier, l'analyse des faciès dominante sur les cinq secteurs les plus co-utilisés illustre ce phénomène. Quand l'intérêt théorique est supérieur pour les ovins, il est probable que les chamois trouvent sur ces types de zones un intérêt autre qu'alimentaire. Et quand l'intérêt théorique est comparable, une certaine diversité d'appréciation envers les principales espèces fourragères, en l'occurrence *Festuca rubra* et *Festuca ovina*, se manifeste néanmoins, qui limite encore la similitude des modes d'exploitation des ressources.

2.6. UNE CONCLUSION PROVISoire

Deux des «symptômes» principaux attestant de l'existence probable d'une compétition, à savoir une modification dans le schéma d'exploitation des ressources par le chamois et une sur-utilisation du pâturage, n'ont pu être mis en évidence. Aucun indice ne permet non plus de croire à un déclin individuel ou collectif dans la population chamois.

Aucun élément dans la situation telle qu'elle a été observée en 1984 et 1985 ne confirme l'hypothèse d'une compétition entre chamois et moutons. Elle apparaît possible, mais en cas de fluctuations notables d'un des principaux descripteurs de la situation, l'effectif du troupeau domestique et son type de gardiennage, l'effectif de la population chamois, la météorologie et les ressources fourragères.

Cette conclusion correspond à un cadre donné et s'inscrit dans le temps. Pour d'autres situations comparables, ce résultat peut être retenu comme hypothèse plausible.

3 — L'EXTENSION À L'ÉCHELLE D'UN PARC

La représentativité de l'alpage étudié par rapport à d'autres situations dans le Parc National du Mercantour a été testée ; une typologie des situations rencontrées a été mise en place et a permis d'établir une cartographie de sites d'usage multi-spécifique à l'échelle du Parc. Le schéma d'une compétition par une exploitation des ressources fourragères, l'été par les troupeaux domestiques et l'hiver par les hardes sauvages, concerne le plus grand nombre des sites retenus comme potentiellement conflictuels. L'alpage de La Valette est donc bien représentatif de la «situation-type» de compétition dans le Parc National du Mercantour.

En conclusion, sur un thème encore peu abordé, ce travail a proposé :

— une terminologie et des concepts permettant d'appréhender la compétition interspécifique dans son ensemble et

dans ses cas les plus particuliers ;

— une méthodologie à grande échelle permettant d'estimer les possibilités de compétition par exploitation. Pour cet aspect, la coprologie apparaît comme une bonne méthode de détermination qualitative du régime alimentaire ;

— une méthodologie à plus petite échelle, ayant pour but le recensement et la typologie des sites co-utilisés par des ongulés sauvages et domestiques, étape indispensable et préalable pour les gestionnaires d'espaces naturels ayant à se préoccuper de multi-usage.

Le futur pourrait voir de nouvelles études sur le thème, en d'autres lieux. Une confrontation des résultats acquis suivant les mêmes modalités permettrait de distinguer mieux ce qui relève d'une espèce animale, d'une situation locale ou régionale. Elle permettrait aussi de relativiser les différentes contraintes subies par les populations d'ongulés sauvages ; le facteur pastoralisme n'est qu'un facteur parmi d'autres, induisant dans certaines conditions des conflits nets, dans d'autres des effets imperceptibles.

Il faut terminer sur un rappel concernant les difficultés inhérentes à ce thème. Dans bien des cas, seule une approche expérimentale, avec par exemple un gardiennage plus serré, voire l'éviction partielle ou totale des troupeaux domestiques, permettrait de conclure. De tels protocoles sont difficiles à mettre en place. Les réponses resteront souvent acquises grâce à des faisceaux de présomptions plutôt qu'à des preuves.

LE BRUN, Nathalie. — *Spécificité des relations hôtes-parasites : le modèle Cyprinidae-Diplozoön*. (168 p.). Thèse de Doctorat (Biologie des Populations et des Écosystèmes) soutenue le 17 avril 1988 à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II). JURY : MM. EUZET, AESCHLIMANN, COMBES, THALER, PHILIPPART, LAMBERT.

INTRODUCTION

Parmi les Monogènes, le genre *Diplozoön*, parasite branchial de Cyprinidae, est le seul Polyopisthocotylea à s'être aussi fortement répandu et diversifié dans les eaux continentales. En outre, les modalités de sa reproduction, pour le moins inhabituelles, en font un cas unique, non seulement parmi les Plathelminthes parasites, mais dans tout le règne animal. En effet, *Diplozoön*, à l'état adulte, est un animal double, formé de deux partenaires hermaphrodites soudés en copulation croisée permanente. L'ensemble des particularités de *Diplozoön*, et l'originalité de sa biologie fournissent de multiples directions de recherche. Nous avons choisi l'étude d'un aspect particulier des relations hôtes-parasites : la spécificité parasitaire. L'analyse de sa nature, de ses différentes expressions et de ses limites a été abordée à travers les modèles fournis par la comparaison de plusieurs populations de *Diplozoön*, dans le Sud de la France (Languedoc-Roussillon) et en Suisse (Lac de Neuchâtel).

I — LE PROBLÈME DE L'ESPÈCE CHEZ *DIPLOZOON*

Dans tous les groupes vivants, les problèmes liés à la caractérisation de l'espèce se posent en terme de validité des critères utilisés pour attribuer à deux entités biologiques le

statut d'espèces distinctes : ils doivent être en mesure de prouver l'existence d'un isolement reproductif. Chez les Monogènes en général, c'est la morpho-anatomie de l'appareil copulateur qui est utilisée en tant que critère essentiel de distinction au niveau spécifique. Les Diplozoidae étant dépourvus d'une telle structure, leur systématique ne repose actuellement que sur des caractères morphologiques et biométriques, qui ne permettent pas de tester la réalité biologique des espèces définies comme telles. C'est pourquoi nous avons dû avoir recours à d'autres critères pour distinguer les *Diplozoon* récoltés chez sept espèces de Cyprinidae. Nous montrons néanmoins comment la morphologie comparée des adultes, la spécificité parasitaire observée, et les éventuelles conditions de sympatrie entre les hôtes concernés permettent de répartir ces sept *Diplozoon* en quatre groupes : 1) *Diplozoon* de *Cyprinus carpio*, 2) *Diplozoon* de *Abramis brama*, 3) *Diplozoon* de *Rutilus rutilus*, 4) *Diplozoon* de *Gobio gobio*, *Barbus meridionalis*, *Terlestea soufia* et *Phoxinus phoxinus*.

II — BIOSYSTÉMATIQUE

Les quatre groupes ainsi définis ne peuvent être assimilés à quatre espèces tant qu'on n'a pas mis en évidence l'existence d'isolement reproductif. Celui-ci a été testé d'une part par investigation expérimentale de la spécificité parasitaire, et d'autre part par l'étude électrophorétique du polymorphisme enzymatique.

Par l'échec de toutes les tentatives d'infestations de Cyprinidae autres que leur hôte naturel, nous confirmons la spécificité stricte des *Diplozoon* parasites respectifs de *C. carpio*, *A. brama* et *R. rutilus* et montrons qu'elle doit être considérée comme l'expression d'exigences physiologiques précises du parasite vis-à-vis des qualités intrinsèques du milieu hôte. Les comparaisons électrophorétiques montrent de plus que les *Diplozoon* de ces trois poissons sont reproductivement isolés, ainsi qu'en témoignent la présence d'allèles différents et l'absence d'hétérozygotes, au niveau d'au moins six locus sur les douze examinés.

Inversement, par des infestations croisées réussies, nous mettons en évidence l'absence de spécificité des *Diplozoon* de *G. gobio*, *B. meridionalis*, *T. soufia* et *P. phoxinus*, au sein de ce complexe d'hôtes. Cette absence de spécificité, ainsi que l'identité génétique des quatre formes au niveau des douze systèmes enzymatiques testés, nous conduisent à considérer que *G. gobio*, *B. meridionalis*, *T. soufia* et *P. phoxinus* hébernent une seule et même espèce, *Diplozoon gracile*.

Les quatre groupes précités peuvent donc être assimilés à quatre espèces biologiques distinctes : *D. nipponicum*, *D. paradoxum* et *D. homoion* sont respectivement spécifiques de *C. carpio*, *A. brama* et *R. rutilus*, alors que *D. gracile*, moins exigeant, peut se développer chez quatre Cyprinidae sympatriques.

C'est à l'analyse détaillée des rapports entre *D. gracile* et ses quatre hôtes que sont consacrées les troisième et quatrième parties de ce travail.

III — LE GROUPE *D. GRACILE*

Dans divers affluents de l'Hérault, *D. gracile* parasite donc *G. gobio*, *B. meridionalis*, *T. soufia* et *P. phoxinus*. La comparaison des intensités et des prévalences de *D. gracile* chez ces quatre hôtes, montre que ces deux paramètres sont significativement plus élevés chez *G. gobio* et *B. meridionalis*. Ceci est interprété en fonction, d'une part du comportement de la

forme de dispersion (oncomiracidium) et du mode d'infestation, d'autre part, des caractéristiques éthologiques des hôtes impliqués. Après l'éclosion, l'activité de la larve de *Diplozoon* se décompose en deux phases : une phase active, nageante, suivie d'une phase passive beaucoup plus longue, durant laquelle la larve reste sur le fond. La prédominance de cette phase benthique nous paraît favoriser l'infestation des espèces qui vivent et se nourrissent sur le fond comme c'est le cas de *G. gobio* et de *B. meridionalis*, qui, de plus, ont un comportement grégaire. *T. soufia* et *P. phoxinus*, par contre, vivent et chassent en pleine eau : ils ne pourraient s'infester que par les larves en « phase active », ce qui explique leur prévalence plus faible.

Ainsi l'éthologie et les préférences écologiques des différentes espèces, en déterminant leur répartition spatiale dans le biotope, conditionnent, dans une certaine mesure, la probabilité de rencontre avec les larves du parasite. Il nous semble malgré tout abusif de faire de l'éco-éthologie, le seul facteur déterminant de la spécificité observée. Aussi pensons-nous qu'on ne peut exclure l'hypothèse d'une composante physiologique, dont l'effet s'ajouterait aux facteurs éthologiques, pour limiter à quatre espèces les hôtes de *D. gracile* dans ce type de milieu.

IV — L'HYBRIDATION INTERSPÉCIFIQUE ENTRE *B. BARBUS* ET *B. MERIDIONALIS* ET SES CONSÉQUENCES SUR LA SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE DE *D. GRACILE*

Nous avons eu l'occasion d'étudier comment une relation hôte parasite pouvait être modulée en fonction de la variabilité génétique du milieu-hôte. En effet, nous avons découvert que l'un des quatre Cyprinidae hôtes de *D. gracile*, *B. meridionalis*, s'hybridait spontanément avec une autre espèce congénérique, *B. barbus*, qui elle, n'appartient pas au spectre d'hôtes de *D. gracile*. La présence du parasite chez l'hybride a été le point de départ d'une investigation parallèle hôte-parasite.

Après avoir caractérisé l'hybridation au moyen de marqueurs enzymatiques, et mis en évidence l'existence d'un gradient d'introgession du génome de *B. barbus* par celui de *B. meridionalis* en fonction de la topographie du milieu, nous nous interrogeons sur l'existence et la nature d'une éventuelle relation entre taux d'introgession et présence de *D. gracile*. Notre étude a montré que la prévalence parasitaire, nulle chez *B. barbus*, augmentait proportionnellement avec l'introgession de son génome par celui de *B. meridionalis*. Un gradient de prévalence, calqué sur le gradient d'introgession des hôtes, a été mis en évidence. Nous discutons le déterminisme de cette répartition préférentielle du parasite en fonction des différences d'éthologie et d'habitat entre les deux espèces de *Barbus* : ainsi, *B. meridionalis* manifeste, au niveau du choix de son biotope, un comportement beaucoup plus proche de celui de *G. gobio* que *B. barbus*. Barbeaux méridionaux et goujons vivent en effet étroitement rassemblés dans les zones marginales et abritées de la rivière, aux endroits où la probabilité de s'infester est maximale. Inversement les barbeaux fluviaux, photophobes, ont plutôt tendance à vivre dans la zone médiane des cours d'eau, là où l'eau est plus profonde et le courant plus fort. Étant données ces différences entre les deux espèces parentales, il nous semble logique que les hybrides présentent toute la gamme de comportements intermédiaires entre ces extrêmes. Ainsi, plus un hybride possèdera de caractéristiques de l'espèce *B. meridionalis*, plus il se rapprochera spatialement des zones d'infestation maximale. Au contraire, un hybride à dominance fluviale, en recherchant le courant, la profondeur, et l'obscurité, s'en éloignera.

Des protocoles expérimentaux sont proposés pour vérifier les hypothèses retenues.

CONCLUSION

Les résultats obtenus mettent en évidence une variabilité intragénérique de la spécificité parasitaire (trois espèces oioxènes, une espèce sténioxène). Dans le cas des trois espèces oioxènes (*D. nipponicum* chez *C. carpio*, *D. paradoxum* chez *A. brama*, *D. homotoni* chez *R. rutilus*) la spécificité observée serait le reflet d'exigences strictes du parasite vis-à-vis des qualités intrinsèques du milieu hôte ; les facteurs qui limitent le spectre d'hôtes de *D. gracile* à quatre Cyprinidae sympatriques (*G. gobio*, *Barbus* sp., *T. souflet* et *P. phoxinus*) seraient davantage d'ordre éco-éthologique. Ceci nous conduit à envisager la notion de spécificité, non plus en tant que caractéristique du parasite seul, mais comme la résultante de l'ensemble des interactions (physiologiques, écologiques, éthologiques) participant à la réalisation et au maintien de la relation hôte-parasite. Notons que celle-ci n'est pas figée, comme le montre l'étude des relations *Barbus* - *D. gracile* : l'hybridation entre *B. barbus* et *B. meridionalis* offre au parasite l'opportunité d'élargir son spectre par la conquête progressive d'une cinquième espèce-hôte. Cette acquisition, par le biais de l'hybridation d'un hôte supplémentaire (*B. barbus*) doit être considérée, à l'échelle de l'évolution, comme une possibilité d'enrichissement de la diversité spécifique.

ROBERT, Florence. — Expressions phénotypiques et stratégies adaptatives au sein du complexe *Bothriocephalus scorpii* (Cestoda - Pseudophyllidae). Thèse de Doctorat d'Université, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, juin 1988, 187 p. — JURY : MM. L. EUZET, C. VAUCHER, C. COMGES, A. AMANIEU, A. RAIBAUT, C. GABRION.

La synthèse bibliographique réalisée sur la répartition biogéographique de l'espèce *Bothriocephalus scorpii* (Cestode Pseudophyllide) fait apparaître le caractère peu spécifique et ubiquiste de ce parasite, ce qui est en contradiction avec les résultats de certains auteurs qui montrent à l'aide de techniques électrophorétiques l'isolement reproductif des différentes populations de *B. scorpii* parasites de quatre espèces de Téléostéens en Méditerranée et en Atlantique.

Notre étude a porté sur l'établissement du phénotype de ces quatre espèces et la recherche des mécanismes ayant entraîné leur isolement.

La première partie est consacrée à la recherche de caractères morpho-anatomiques discriminants. Notre travail concerne la caractérisation du scolex, des organes génitaux mâle et femelle et des oeufs. Il met en évidence des différences significatives concernant la taille des scolex, celui de *B. gregarius* Renaud, Gabrion et Pasteur, 1983 parasite de *P. maxima* (le turbot) en Méditerranée étant significativement plus grand que celui des autres espèces considérées. La taille des scolex, la profondeur et la longueur des bothriums sont apparues liées à la structure des coecums pyloriques et au diamètre et à la longueur des villosités qui tapissent leur paroi, sans que cette conformation puisse constituer une transformation. Les différences observées au niveau du scolex entre les populations de *B. gregarius* de Méditerranée et d'Atlantique sont la confirmation de différences génétiques relevées entre ces populations sur le plan biochimique.

De plus, l'étude de la strobilisation et de l'organisation génitale au sein d'un anneau fait ressortir une similitude entre les espèces parasites prises deux à deux. La première masse génitale se forme à un niveau constant pour chaque espèce mais elle est plus précoce chez les espèces à strobile court. Chez *B. barbatulus* et *B. funicularis* l'organisation dans le plan transversal des structures génitales rend le nombre d'appareils reproducteurs plus élevé pour une longueur de strobile donnée.

Chez les Bothriocéphales l'organisation des organes reproducteurs et l'importance du strobile pourraient être liées non pas aux caractéristiques du microhabitat disponible mais aux modalités de transmission et aux stratégies démographiques des différentes espèces.

Dans la deuxième partie sont envisagées, au travers d'une étude de dynamique de populations, les stratégies adoptées par chaque espèce pour l'exploitation des hôtes définitifs, en fonction du lieu (Méditerranée ou Atlantique), puis en fonction de la biologie et de l'éthologie des hôtes.

En Atlantique, la nature inhospitalière du milieu rend difficile les rencontres hôte-parasite d'où des prévalences des intensités moyennes d'infestation et des abondances plus faibles qu'en Méditerranée où le milieu marin est plus stable.

Au-delà des différences intraspécifiques liées aux facteurs biotiques et abiotiques, des différences interspécifiques notables entre les dynamiques de populations de *B. scorpii* et *B. gregarius* d'une part et celles de *B. barbatulus* et *B. funicularis* d'autre part ont été notées. En Méditerranée et en Atlantique, *B. gregarius* est toujours présent avec de fortes intensités chez les turbots mesurant plus de 11 cm (prévalence de 100 %, intensité de 6,2). Par contre *B. barbatulus* parasite une barbe sur trois en moyenne, l'intensité d'infestation reste proche de l'unité et toute diminution entraîne une chute de prévalence.

Alors que le sexe de l'hôte n'a aucune incidence sur la nature et l'évolution du parasitisme, les variations de celui-ci avec l'âge apparaissent corrélées au changement de régime alimentaire de l'hôte définitif. Les rapports de type proie-prédateur qui régissent les relations entre l'hôte et le parasite conduisent à envisager l'existence d'un hôte supplémentaire intercalé entre le copépode et l'hôte définitif dans le cycle de *B. gregarius* lorsque les turbots de la classe O⁺ deviennent ichthyophages. Chez *B. scorpii* et *B. funicularis*, les infestations dépendent aussi du régime alimentaire de l'hôte définitif. En effet le premier parasite un poisson ichthyophage qui présente des infestations plus fréquentes et plus élevées que le second qui parasite un poisson planctonophage tout au long de sa vie.

Les variations saisonnières du parasitisme se manifestent par une augmentation hivernale des intensités moyennes de *B. gregarius* qui sont le reflet du changement de régime alimentaire de l'hôte définitif. Les valeurs élevées du parasitisme au mois de mars sont dues à l'abondance dans nos captures des individus matures qui se rapprochent des côtes pour le frai et qui amènent au printemps les larves de parasites.

Le caractère saisonnier de la ponte et le synchronisme entre la libération des oeufs et l'apparition des copépodes dans la zone littorale est une conjonction dans le temps et dans l'espace de tous les éléments favorables aux cycles parasitaires.

L'existence d'une relation entre le régime alimentaire de l'hôte définitif et le parasitisme nous a conduit à étudier dans la 3ème partie les modalités de transmission.

Dans la troisième partie deux types de cycles ont été envisagés et testés expérimentalement chez *B. gregarius* et *B. barbatulus*, le cycle court (infestation directe des turbots et

barbues à partir de copépodes préalablement infestés) et le cycle long (infestation des turbots ichtyophages par l'intermédiaire d'un poisson).

Le cycle court est abordé par une expérimentation sur les relations hôtes-parasites au niveau des copépodes premiers hôtes intermédiaires. La capacité des copépodes à s'infester d'abord été testée. La spécificité des relations hôte-parasites est appréciée par le suivi de la croissance du parasite. Les résultats montrent l'existence d'une barrière éthologique chez certaines espèces hôtes. Trois espèces de copépodes Calanoides, *Eurytemora velox*, *Acartia clausi* et *Acartia discaudata*, sont des hôtes intermédiaires expérimentaux de *B. gregarius* et *B. barbatulus*. L'une de ces espèces, *E. velox*, absente en mer, ne peut être un hôte intermédiaire des Bothriocéphales. Le cycle court a été réalisé avec un proplérocercoïde, larve infestante qui n'a pas perdu son cercomère, pour *B. gregarius* chez de jeunes turbots planctonophages. L'infestation expérimentale de *S. rhombus* par les copépodes abritant *B. barbatulus* n'a matériellement pas pu être réalisée, les jeunes barbues se maintenant difficilement dans des bacs d'élevage. Cette modalité de cycle serait de nature à expliquer la dynamique de population de *B. barbatulus* chez son hôte définitif.

L'hypothèse d'un cycle long envisagée dans la deuxième partie est abordée au travers de l'étude de deux populations de gobies, *Pomatoschistus marmoratus* dans le Golfe du Lion et *Pomatoschistus minutus* en Atlantique. Ces deux populations ont été rencontrées parasitées par des larves de Bothriocéphales caractérisées par les techniques biochimiques comme appartenant à l'espèce *B. gregarius* parasite du turbot. Par un travail expérimental nous avons démontré que, chez les petits poissons hôtes paraténiques les larves, strobilisées dans le tube digestif, ne peuvent devenir adultes. Leur caractère évolué favorise la transmission en diminuant la durée de la période prépatente chez l'hôte définitif, et laisse entrevoir le rôle de l'hôte paraténique dans l'évolution des cycles parasitaires. Des hypothèses de cycle ont été avancées, cycle court pour *B. finiculus* et cycle long pour *B. scorpius* avec *Gobius paganellus* comme hôte paraténique. En Méditerranée, le suivi annuel d'une population de gobies a permis de constater que ceux-ci ont une durée de vie annuelles que prévalence et intensité du parasitisme augmentent avec l'âge de l'hôte. Le gobie hôte paraténique se maintient plus longtemps dans le milieu que le copépode 1er hôtes intermédiaire et apparaît comme un concentrateur de formes infestantes pour l'hôte définitif dont il est une proie préférentielle.

En conclusion cette étude met en relief le rôle de la biologie et de la dynamique des populations dans la séparation et l'isolement des différentes populations.

CHERGUI, Hassan. — Flux et processus de dégradation des apports allochtones dans un système fluvial : importance relative de l'écotone rives. Thèse de Doctorat soutenue le 12 juillet 1988 à l'Université Claude Bernard Lyon I. — JURY : D. DEBOUZE ; H. DECAMPS ; D. FONTVIEILLE ; E. PATTE ; G. PAUTOU ; G. VALLA.

Les flux de matière organique particulière allochtone et autochtone et la dégradation de cette matière ont été suivis dans trois stations du réseau fluvial du Rhône : le chenal principal, un bras mort ouvert sur le fleuve (Lône des Pêcheurs) et un bras mort fermé, complètement isolé (Négria)

Au niveau de la Lône des Pêcheurs, les apports allochtones (feuilles mortes, bois et autres débris) sont plus nombreux en automne (au moment de la chute des feuilles) et au printemps (au moment des crues). L'estimation quantitative et qualitative de ces apports rend compte de l'importance de l'écotone rives, surtout en période automnale, dans le fonctionnement du système aquatique. La production autochtone (Algues, Mousses et Macrophytes aquatiques) intervient également ; dans l'exemple considéré, sa contribution énergétique à l'écosystème est décalée, dans le temps, par rapport à la précédente.

In situ, la dégradation des feuilles d'arbres : Aulne, Peuplier et Saule, en paquets (PQ) ou incluses dans des sachets de mailles de 0,3 (FM) et 10 mm (GM), a été suivie et comparée à celles des feuilles de macrophytes aquatiques :

- La dégradation est toujours plus rapide pendant les premiers stades, où disparaissent les composés les plus accessibles, suivis d'un ralentissement progressif au cours duquel subsistent surtout la cellulose et la lignine.

- Pour toutes les espèces étudiées, la dégradation dans le PQ et les GM est plus rapide que dans les FM par suite de l'action des invertébrés.

- Quel que soit le milieu considéré, les essences terrestres disparaissent dans l'ordre suivant : Aulne - Peuplier - Saule.

- Le Potamot, macrophyte submergé, se dégrade plus vite que les feuilles d'arbres : sa dégradation est plus rapide que celle de l'Aulne.

- Le Phragmite, macrophyte émergé, a une vitesse de dégradation beaucoup plus faible : ici il disparaît à une vitesse équivalente à celle du Saule.

Comme les espèces végétales choisies, les milieux sont contrastés à l'extrême. On note l'existence d'un certain gradient transversal dans la dégradation des feuilles. Celle-ci est la plus rapide dans le chenal principal, elle l'est moins dans le bras mort ouvert sur le fleuve, et enfin elle est la plus lente dans le bras mort fermé, station la plus lénitique et la plus isolée du Rhône.

Après le lessivage, qui s'opère en 1 à 10 j selon les essences, et dont l'impact, indépendant de l'existence d'un courant d'eau mais influencé par la température, est beaucoup plus rapide et plus grand sur les feuilles que sur les aiguilles de conifères, les principaux agents de la dégradation sont ici :

- l'agitation de l'eau et ses effets indirects, notamment l'oxygénation. La dégradation est plus rapide en eau courante et bien oxygénée qu'en eau stagnante,

- la colonisation par les champignons aquatiques, particulièrement les Hyphomycètes, qui varie selon le milieu considéré. L'occurrence de ces espèces fongiques est plus élevée dans le chenal principal du fleuve que dans ses bras morts,

- l'action des invertébrés dilacérateurs. La rapidité de dégradation dans les eaux courantes est notamment liée à la présence de Gammarus de grande taille,

- et enfin, l'action de la température. Les résultats obtenus suggèrent que la température et, par suite, la saison influencent le modèle de dégradation.

ANALYSES D'OUVRAGES

1 — ÉCOLOGIE GÉNÉRALE

Jean-Louis WEBER. — *Écologie et statistique : les comptes du patrimoine naturel*. Journal de la Société de Statistique de Paris, t. 128 (1987), p. 137-162.

L'écologie a tout à gagner à prendre en compte les aspects économiques et même juridiques ; ils sont non seulement explicatifs dans bien des circonstances mais constituent la base argumentaire la plus accessible aux politiques en vue d'interventions diverses, y compris celles de protection.

L'idée d'évaluer le patrimoine naturel, et même de le faire entrer dans la comptabilité nationale, est extrêmement intéressante, même si elle peut engendrer de vifs débats, car elle fait sortir explicitement les préoccupations écologiques du domaine académique.

J.-L. WEBER présente les comptes du patrimoine naturel comme outil d'aide à la décision et comme outil d'organisation de l'information. Il souligne le caractère évidemment évolutif de ces comptes. Le produit final comprenant les comptes proprement dits, les cartes et les projections, il discute du système de comptes adopté et des problèmes qui lui sont liés (structure générale, nomenclatures, séquences, bilans et tableaux de synthèses, comptes satellites), mais il soulève aussi bien que brièvement, les questions de sélection des indicateurs, d'état de santé des écosystèmes... et de raccord à la comptabilité nationale. Des problèmes de fond se posent comme celui de l'évaluation monétaire des ressources naturelles, comme celui aussi de la détermination des zones sensibles ou à risques.

Si ces comptes entraînent dans la pratique courante, il faudrait résoudre les difficultés de la mise en place de circuits permanents de collecte de l'information, et s'entendre sur l'orientation du développement d'une comptabilité écologique. Il y a là tout un programme dont on devine combien certains chapitres sont ambitieux eu égard à nos connaissances.

On ne peut que recommander aux écologistes d'y réfléchir.

Jean-Marie LEGAY

Ph. DUCHAUFOR. — *Pédologie*. Un volume 294 pages. Masson éditeur 1988. Deuxième édition revue et complétée. Collection «Abrégés de Sciences». Prix 113 francs. ISBN : 2-225-81366-3.

Cet ouvrage présente, sous une forme condensée, une synthèse de la Science du sol, sous ses aspects à la fois théorique

et pratique : l'auteur montre à tous ceux qui s'intéressent à l'étude du milieu naturel, particulièrement aux géographes, biologistes et écologistes, que le sol doit être considéré comme partie intégrante de l'écosystème naturel : il apparaît comme le point de rencontre du monde vivant et du monde minéral reflétant intégralement l'environnement.

L'étude des constituants du sol et celle de ses propriétés «globales» ne peuvent s'interpréter efficacement qu'à la lumière de l'étude dynamique de sa formation qui fait intervenir le facteur «Temps» : l'auteur montre que l'état d'équilibre, qui existe entre le sol et son milieu, peut être atteint tantôt rapidement (quelques milliers d'années) tantôt très lentement (plusieurs centaines de milliers d'années). Toute mise en valeur d'un sol donné, toute mesure assurant sa conservation, doit tenir compte de son histoire et des étapes de sa formation ; d'autre part, celles-ci ne peuvent être correctement interprétées que par l'étude de l'interaction des différents facteurs du milieu : climat, matériau d'origine, géomorphologie, végétation, qui président à cette évolution. A ce titre la pédologie doit être considérée comme une science de base de l'agronomie et de la sylviculture.

Cette seconde édition comporte des additions et des modifications nombreuses par rapport au texte de la première édition ; elles portent principalement sur les chapitres concernant la matière organique et son évolution — les propriétés physiques (porosité et forme de la porosité, économie de l'eau) — certaines propriétés chimiques et biologiques (pH, influence sur les plantes, cycle de l'azote) — définition des processus («carbonatation» des rendzines, «brunification»), etc.

En outre deux planches de couleur facilitent l'interprétation des schémas de profils, en montrant l'aspect et la couleur des horizons «diagnostic» qui ont servi de base à leur définition.

C'est donc à un large public — pas seulement aux pédologues au sens strict — qu'est destiné cet ouvrage : son but est de présenter les conceptions les plus modernes de la pédologie, d'une manière simple et concise, excluant aussi bien le langage ésotérique que les formules mathématiques complexes, tout en sauvegardant la rigueur du raisonnement scientifique. L'auteur montre ainsi à la fois la cohérence et l'utilité pratique de cette discipline, trop souvent mal connue, et qu'il présente sous la forme d'une «synthèse écologique».

Anne-Marie ROBIN

Les recherches dans les régions polaires se multiplient beaucoup depuis une vingtaine d'années. Ceci se reflète dans la publication de divers ouvrages de synthèse ou d'actes de colloques dont voici quelques exemples.

P. TREHEN (éditeur). — Deuxième colloque sur les écosystèmes terrestres subantarctiques. Contraintes sélectives sur les organismes et les communautés. Comité national français des recherches antarctiques, n°58 (1987), 261 pages.

Les communications présentées au colloque qui s'est tenu à la station biologique de Paimpont en 1986 se regroupent en trois grands thèmes : les caractères généraux des îles subantarctiques ; les adaptations des organismes aux contraintes environnementales ; l'organisation et le fonctionnement des communautés. L'adaptation des Invertébrés aux contraintes du milieu a surtout été étudiée au niveau physiologique. Les Acariens et certains Diptères ont fait l'objet d'analyses poussées. Les communautés sont caractérisées par le petit nombre d'espèces, par la prédominance des Cryptogames. Les Vertébrés terrestres comme l'otarie ou certains oiseaux, par leur abondance, jouent un rôle important dans l'évolution des communautés. Enfin les espèces introduites perturbent plus ou moins les fragiles équilibres écosystémiques des îles subantarctiques. Les résultats des recherches sur l'écologie des manchots ont été publiés à part dans la revue *La Terre et la Vie*.

R. DAJOZ

W.F. VINCENT. — *Microbial ecosystems of Antarctica*. Un volume relié XIII + 303 pages. Cambridge University Press, 1988. Collection Studies in Polar Research. Prix : 37,5 £. ISBN : 0-521-32875-6.

Ce livre fait le point sur les communautés de microorganismes (Bactéries, Cyanobactéries, Algues et Champignons, Protozoaires) qui se rencontrent dans les divers écosystèmes de la région arctique. Il étudie leur composition spécifique, la biologie de leurs diverses espèces, leur rôle, aussi bien dans le milieu terrestre que dans le milieu aquatique. Dans les milieux les plus extrêmes les microorganismes constituent les seules formes de vie présentes. Dans les autres milieux ils cohabitent avec des végétaux et des animaux mais leur rôle reste majeur. Plusieurs écosystèmes sont distingués : le sol, le milieu rocheux, les lacs et les cours d'eau, le milieu marin benthique et de pleine eau, la neige et la glace de terre, la glace de mer. Pour chaque milieu les caractéristiques physico-chimiques importantes sont décrites ainsi que leur influence sur les microorganismes. Puis le rôle de ceux-ci est décrit ainsi que les réseaux trophiques et les relations avec les végétaux et les animaux. Les basses températures représentent évidemment le facteur essentiel de l'environnement et leur action sur les microorganismes est longuement analysée dans un chapitre consacré aux stratégies microbiennes dans l'Antarctique. Mais d'autres facteurs du milieu peuvent aussi intervenir. Le gel ou l'évaporation entraînent la formation de milieux sursaturés ; la présence d'une couche de glace permanente à la surface des lacs diminue fortement l'éclairement reçu par les organismes aquatiques. Le dernier chapitre est consacré à l'influence des activités humaines, de plus en plus importantes, sur les écosystèmes antarctiques.

R. DAJOZ

R.E. LONGTON. — *Biology of polar bryophytes and lichens*. Un volume relié VIII + 391 pages. Cambridge University Press, 1988. Prix : 55 £. ISBN : 0-521-25015-3.

Dans la même collection «Studies in polar research» ce livre est consacré à la biologie des mousses et des lichens de la toundra arctique et antarctique. Ces végétaux constituent l'élément autotrophe prédominant dans un milieu où les Phanérogames sont rares ou absentes. Après avoir défini et caractérisé les régions polaires par leur climat, leurs sols et leur végétation, l'auteur fournit des indications plus complètes sur les Cryptogames : richesse spécifique, répartition géographique des diverses espèces, types biologiques, associations. Puis il précise le rôle des mousses et des lichens dans les processus de colonisation du sol et de succession écologique, la biologie de ces végétaux, leurs mécanismes de croissance et de reproduction. Un chapitre de synthèse montre le rôle des Cryptogames dans les écosystèmes polaires, en particulier en ce qui concerne la productivité, les flux d'énergie, et leur intérêt pour les animaux herbivores.

R. DAJOZ

V.D. ALEKSANDROVA. — *Vegetation of the Soviet polar desert*. Un volume relié XII + 228 pages. Cambridge University Press, 1988. Prix : 30 £. ISBN : 0-521-32998-1.

Traduit du russe ce livre fait connaître des recherches réalisées dans quelques stations de la région arctique de l'URSS. Les données fournies par la végétation permettent de subdiviser la région arctique en diverses provinces cartographiées figure 1. Les caractéristiques générales des régions étudiées (sols, climat, microclimats) sont tout d'abord présentées. La partie principale du livre décrit la végétation en insistant sur les diverses associations rencontrées, sur les particularités morphologiques des végétaux en relation avec le climat et la nature du sol. La notion de «nannocomplex» est introduite et développée à propos de la végétation des sols polygonaux. Un chapitre est consacré à la phénologie de quelques espèces caractéristiques.

R. DAJOZ

YU.I. CHERNOV. — *The living tundra*. Un volume XIII + 211 pages. Cambridge University Press, 1988. Collection studies in Polar Research. Prix : 12,95 £. ISBN : 0-521-35754-3.

Ce panorama de la vie dans la toundra, traduit du russe, se fonde sur les travaux des chercheurs soviétiques. Il offre une vue d'ensemble sur la biologie de tous les organismes, animaux et végétaux. Le plan est le suivant : définition de la toundra ; les facteurs climatiques ; les adaptations des organismes ; exemples de distributions géographiques ; interactions entre organismes (entre animaux et végétaux et entre animaux). Le principal reproche que l'on peut faire à ce livre est qu'il est la traduction d'un livre rédigé il y a déjà longtemps et qui ignore tous les travaux modernes, en particulier ceux qui ont été effectués dans la toundra au Canada, en Scandinavie ou en Alaska. Le lecteur devra donc chercher ailleurs un complément d'information indispensable.

R. DAJOZ

ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS. — Volume 19, 1988. Un volume relié 608 pages. Annual Reviews Inc. éditeur, Palo Alto, California. Prix : 38 \$. ISBN : 0-8243-1419-0.

Comme les précédents ce volume renferme divers articles qui sont des mises au point sur des sujets très divers d'écologie. En voici le sommaire :

Insect seasonality : Why ? — Marine plankton food chains. — Systematics of the Rana pipiens complex : puzzle and paradigm. — Variation in interspecific interactions. — Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. — Marine plant-herbivore interactions : the ecology of chemical defense. — Comparative ecology of tidal freshwater and -alt marshes. — Parent offspring conflict, sibling rivalry, and brood size patterns in plants. — The evolution of ecological specialization. — Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. — Hydrophilous pollination. — Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. — El Niño-southern oscillations 1982-1983 : nearshore population, community and ecosystem responses. — Dipterocarp biology as a window to do understanding of tropical forest structure. — Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean : what we have learned ? — The processes of evolution : toward a new synthesis. — The evolution of ESS theory. — Phylogenies and quantitative characters. — The contribution of population and community biology to conservation science. — Vicariance biogeography. — The ecology of kin recognition. — The underground in grasslands.

R. DAJOZ

A.E. MAGURRAN. — *Ecological diversity and its measurement.* Un volume X + 179 pages. Croom Helm éditeur, London, 1988. Prix : 9,95 £. ISBN : 0-7099-3540-4.

L'étude de la diversité spécifique et des distributions d'abondances des espèces dans les divers milieux est un thème important en écologie. Cet ouvrage a pour but de présenter, sous une forme relativement simple, la littérature qui existe sur ce sujet, et les techniques utilisées, sans l'appareil mathématique qui est le plus souvent inutile pour des écologistes. La plus grande partie du livre décrit les méthodes permettant de mesurer cette diversité écologique ; les exemples d'application concrets sont nombreux. Ce petit livre évitera souvent de recourir à des ouvrages techniques beaucoup plus difficiles.

R. DAJOZ

J.P. BARTHELEMY, A. GUENOCHÉ. — *Les arbres et les représentations des proximités.* Un volume 240 pages. Masson éditeur, Paris, 1988.

Le sujet de cet ouvrage est la représentation de tableaux de distances, ou de similarités, entre objets par des arbres au sens usuel de la théorie des graphes. Il s'agit donc d'arbres non-hiérarchiques, appelés ici X-arbres, dans lesquels les objets étudiés (individus, populations, relevés de faune ou de flore, ...) constituant l'ensemble X, sont généralement placés aux extrémités des branches. Cela n'est toutefois pas obligatoire ; une partie des objets, considérés comme intermédiaires, peuvent en effet être placés à certains noeuds. Les autres noeuds, dits «non-étiquetés» sont censés représenter des objets fictifs établissant un compromis entre les objets réels qu'ils mettent en relation.

En outre, pour deux objets réels, la longueur du chemin qui les relie, mesurée sur l'arbre, doit être une bonne approximation de la distance (ou dissimilarité) observée entre ces objets. On reconnaît là un type d'arbres couramment utilisés en analyse cladistique pour établir des phylogénies, arbres parfois indûment appelés «arbres additifs» (ce sont les distances qui sont additives). Ces arbres véhiculent plus d'information que les dendrogrammes mais ils impliquent comme eux une certaine déformation des données.

L'objectif de ce travail est de présenter une synthèse sur l'état des connaissances dans ce domaine et une revue des algorithmes connus et moins connus pour construire ces arbres à partir d'une dissimilarité quelconque.

Le livre est divisé en six chapitres que nous analysons maintenant. Le premier chapitre effectue des rappels indispensables de la théorie des graphes et introduit les définitions de base utilisées dans le reste de l'ouvrage.

Le second chapitre est consacré aux propriétés des distances additives d'arbres, ainsi qu'aux algorithmes permettant de construire des arbres approchant «au mieux» une distance donnée. C'est certainement le chapitre qui sera le plus utile aux praticiens.

Le chapitre 3 établit les relations entre distances additives et distance ultramétriques, c'est-à-dire les distances associées aux arbres hiérarchiques indicés, ou dendrogrammes. Les méthodes usuelles de classification hiérarchiques sont décrites ici, ainsi qu'une nouvelle méthode de construction d'un X-arbre, utilisant une étape de classification hiérarchique.

Dans les chapitres 4 et 5 on aborde un aspect plus délicat du problème, à savoir la structuration de l'ensemble X des objets associée à un X-arbre, indépendamment de la notion de distance. On sait qu'un arbre hiérarchique sur X peut être associé à une suite de sous-ensembles de X tels que deux de ces sous-ensembles sont, soit inclus l'un dans l'autre, soit sans objet en commun. Pour les X-arbres, la structure sous-jacente est une «famille de Buneman», c'est-à-dire une collection de paires de sous-ensembles, complémentaires deux à deux dans X, et vérifiant une condition d'inclusion particulière.

L'étude des objets qui tombent toujours dans un même sous-ensemble d'une telle famille conduit à une notion de voisinage non liée à une valeur précise de la ressemblance (Chapitre 4). L'équivalence entre représentation arborée et familles de Buneman est démontrée au chapitre 5. On y décrit en outre un algorithme, dit «des groupements», pour construire un arbre, basé sur ces propriétés.

En guise de conclusion (Chapitre 6) les divers algorithmes sont comparés du point de vue de la qualité des résultats, puis un certain nombre de généralisations sont suggérées.

Chaque chapitre comporte un ensemble très complet de programmes en langage BASIC (au standard Microsoft) permettant de tester les différentes méthodes présentées dans le texte.

Le bref aperçu qui précède montre que cet ouvrage est très ambitieux, puisqu'il veut à la fois faire le point des connaissances théoriques sur le sujet et fournir aux simples utilisateurs les outils qui leur permettront de dépouiller leurs données. Il est certain que le louable souci de rigueur mathématique a conduit les auteurs à utiliser un vocabulaire assez riche, pour décrire de nombreuses situations complexes, mais, du même coup assez ésotérique.

Cela ne veut pas dire que l'aspect pratique soit négligé, au contraire, puisque chaque chapitre est abondamment pourvu d'exemples avec leur solution, et que le lecteur peut facilement mettre en oeuvre les méthodes grâce aux listes des programmes. Le public visé est donc bien double : d'une part

les spécialistes de mathématiques appliquées, d'autre part les utilisateurs, psychologues, biologistes, archéologues, etc.. Il est à craindre que ces derniers soient quelque peu rebutés par les développements théoriques, en revanche ils pourront certainement exploiter fructueusement les programmes qui leur seront proposés.

M. ROUX

Le milieu marin a fait l'objet de nombreuses recherches en particulier dans le domaine de la biochimie. Les trois livres qui suivent traitent de biochimie et de microbiologie marine.

Y. LE GAL. — *Biochimie marine*. Un volume 296 pages. Masson éditeur, Paris, 1988. Prix : 180 francs. ISBN : 2-225-81277-2.

L'objectif de cet ouvrage est d'examiner les mécanismes biochimiques qui interviennent dans le fonctionnement et le devenir des organismes marins, en relation avec les diverses caractéristiques physico-chimiques du milieu. Il en résulte un livre très intéressant pour l'écologiste. Le premier chapitre présente les diverses caractéristiques du milieu marin et décrit les cycles de la matière. Les deux chapitres suivants sont consacrés à l'assimilation et à l'excrétion, en particulier des composés azotés. Le chapitre 4 montre diverses stratégies d'adaptation des organismes marins : régulation osmotique, effets des variations de température et de pression, adaptation au manque d'oxygène. Le chapitre 5 analyse divers exemples de communications chimiques intraspécifique et interspécifique et expose comment les relations prédateur-proie peuvent être modulées par des médiateurs chimiques. Une brève allusion est faite aux substances produites par divers organismes marins et qui sont douées d'activité pharmacologique. D'autres chapitres sont consacrés aux hormones, à la croissance et au développement, avec présentation d'exemples singuliers et complexes comme celui de *Artemia salina*. Le livre se termine par l'étude de l'influence des pollutions sur le milieu marin.

Cette synthèse renferme de nombreuses données sur un sujet en plein développement et elle intéressera les écologistes et tous les biologistes.

R. DAJOZ

P.J. SCHEUER (éditeur). — *Bioorganic marine chemistry*. Volume 1. Un volume relié VIII + 185 pages. Springer éditeur, Berlin, 1987. Prix : 118 DM. ISBN : 3-540-17884-8.

Premier volume d'une série destinée à traiter tous les aspects de la biochimie organique marine : écologie, mais aussi pharmacologie, structure moléculaire des composés en jeu, synthèse au laboratoire. Le niveau des articles est élevé. Dans ce premier volume les quatre articles pourront intéresser les écologistes. Le premier traite des composés chimiques qui, chez les Chlorophycées marines tropicales servent aux plantes de défense chimique contre leurs ennemis herbivores. Le deuxième est consacré aux Mollusques Nudibranches et à leur écologie chimique c'est-à-dire aux composés très divers qui leur servent d'agents de défense contre leurs prédateurs. Le troisième article traite des nombreux métabolites marins qui agissent en inhibant le développement embryonnaire des Echinodermes. Enfin le dernier article, le plus important, est

consacré à la recherche des substances sécrétées par les organismes marins ayant une activité antivirale ou anticancéreuse.

R. DAJOZ

M. BIANCHI, D. MARTY, J.C. BERTRAND, P. CAUMETTE, M. GAUTHIER et collaborateurs. — *Microorganismes dans les écosystèmes océaniques*. Un volume 464 pages. Masson éditeur, Paris, 1988. Prix : 280 francs. ISBN : 2-225-81552-6

Les microorganismes jouent dans le milieu marin comme dans le milieu terrestre un rôle important. Ce livre expose les divers aspects de la bactériologie marine. Le premier chapitre tente de répondre à la question : les microorganismes du milieu marin ont-ils une spécificité physiologique et génétique ? La réponse est encore difficile à donner. Il existe des bactéries typiquement marines ayant en particulier des besoins en sodium, mais la majorité des espèces étudiées ne semble pas spécifiquement marine. Le sujet important de stratégies d'échantillonnage et longuement étudié. Une grande partie de l'ouvrage expose le rôle des bactéries dans les flux de matière et d'énergie dans le milieu marin. On note en particulier des chapitres intéressants sur le rôle des réseaux trophiques planctoniques dans la production marine et l'importance que les microorganismes y jouent, ou bien sur les populations bactériennes qui se localisent à l'interface air-mer. La troisième partie est consacrée à deux types particuliers d'écosystèmes : les lagunes et marais maritimes d'une part, le domaine océanique profond d'autre part. La dernière partie est consacrée aux conséquences des activités humaines sur les bactéries et les virus du domaine marin : devenir des microorganismes pathogènes en mer, intervention des microorganismes sur les composés pétroliers lors des pollutions, eaux rouges d'origine bactérienne.

R. DAJOZ

M.G. TURNER (éditeur). — *Landscape heterogeneity and disturbance*. Un volume relié XI + 239 pages. Springer éditeur, Berlin, 1987. Prix : 128 DM. ISBN : 3-540-96497-5.

Un colloque sur l'écologie du paysage s'est tenu lors du 4e congrès international d'écologie. Ce livre en présente les résultats. Il insiste surtout sur l'hétérogénéité des paysages et sur son rôle ; un autre thème est celui de l'influence des diverses perturbations sur les paysages, qu'elles soient d'origine humaine ou naturelles. Les deux premiers chapitres rappellent les principaux concepts de l'écologie des paysages et définissent les termes employés. Les exemples de perturbations intéressent la pollution de l'air, les organismes parasites tels que les insectes xylophages, les incendies, le pâturage, ou bien l'action d'animaux comme le castor qui a modifié de façon importante les paysages de certaines régions d'Amérique du Nord. La conclusion est que la résistance aux perturbations d'un paysage est d'autant plus forte qu'il est hétérogène. La structure du paysage et des écosystèmes qui le composent jouent également un rôle dans la résistance aux perturbations. Toutes les études présentées se rapportent à l'Amérique du Nord.

R. DAJOZ

II — ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE ANIMALE

R. PAULIAN. — *Biologie des Coléoptères*. Un volume relié XII + 719 pages, 12 planches photos h.t. noir et blanc. Lechevalier éditeur, Paris 1988. Prix : 595 francs. ISBN : 2-7205-0523-4.

Parmi les Insectes l'ordre des Coléoptères renferme environ 250.000 espèces décrites et le nombre réel des espèces atteint peut être le million, selon des estimations récentes fondées en particulier sur la prodigieuse diversité des faunes néotropicales. Tous les milieux sont occupés par les Coléoptères, depuis la zone de balancement des marées jusqu'aux déserts les plus arides et les plus hautes montagnes. La biologie des coléoptères est de ce fait d'une prodigieuse diversité. En outre dans le monde entier de nombreux entomologistes apportent chaque année une moisson de faits nouveaux en particulier d'ordre biologique et écologique. Une synthèse s'imposait et le mérite en revient à R. PAULIAN qui a su tenir compte de tout l'acquis moderne. Un survol de l'importante bibliographie de 74 pages montre que près de la moitié des références est postérieure à 1960.

La première partie du livre est intitulée *Organisation et comportement des Coléoptères*. Elle traite de la morphologie puis des grandes lignes de la classification. Les chapitres suivants sont consacrés à l'anatomie et à la physiologie, avec les titres suivants : respiration, circulation, nutrition, excrétion, fonctions sensorielles, locomotion, rythmes d'activité, reproduction, développement postembryonnaire, dispositifs offensifs, défensifs et protecteurs. Les données modernes sont largement prises en compte par exemple en ce qui concerne le rôle des phéromones, ou dans la description des parades nuptiales ou des soins aux jeunes.

La deuxième partie est intitulée *Le peuplement de la terre*. Elle traite tout d'abord de l'évolution de l'ordre au cours des temps géologiques. Puis cinq grands chapitres sont consacrés à l'occupation des milieux physiques (milieux terrestres et milieux aquatiques) et des milieux vivants (Coléoptères phytophages, commensaux, prédateurs ou parasites). Un chapitre spécial est consacré aux termitophiles et aux myrmécophiles.

Nous ne ferons que deux remarques. La qualité de reproduction des photographes (en noir et blanc) est médiocre ; un ouvrage comme celui-ci aurait mérité une meilleure illustration photographique. D'autre part la bibliographie s'arrête à peu près en 1984 ce qui laisse penser qu'un long délai s'est écoulé avant la publication du livre, ce qui a empêché l'auteur de tenir compte de travaux récents qui auraient mérité d'être cités. Malgré ces remarques la *Biologie des Coléoptères* est un travail remarquable, bien meilleur à notre avis que son homologue en langue anglaise paru il y a quelques années. Tous les entomologistes auront dans leur bibliothèque cette source de renseignement inépuisable

R. DAJOZ

Ph. CLERGEAU, P. CHEFSON. — *Les Pics*. Un volume 64 pages, 76 photos dont beaucoup en couleurs. Payot éditeur, Lausanne, 1988. Série « Comment vivent-ils ? » n°20. Prix : 90 francs. ISBN : 2-601-02220-5.

Les forêts de l'Europe occidentale sont fréquentées par huit espèces de pics auxquels il convient d'ajouter le Torcol fourmilier qui bien que différent par de nombreux aspects, appartient aussi à la famille des pics. Ce petit livre, fort bien

fait et illustré, fait le point sur la biologie de ces oiseaux. Les diverses espèces de pics sont tout d'abord décrites d'après des critères visuels et sonores. Puis les auteurs montrent comment ces oiseaux se sont adaptés à la vie arboricole tant par leur anatomie que par leur comportement. Ils décrivent ensuite les biotopes fréquentés par les diverses espèces, et montrent comment de légères différences dans le comportement permettent la cohabitation de plusieurs espèces. Les auteurs rappellent aussi que, jadis, des primes étaient offertes pour la destruction des pics, jugés « nuisibles ». Aujourd'hui ils sont protégés mais leur inféodation aux vieux arbres feuillus morts ou dépérissants explique leur raréfaction, la sylviculture moderne ne leur laissant plus guère de gîtes disponibles. Cependant dans la région Champagne-Ardenne les forestiers doivent maintenant laisser au moins deux arbres creux par zone de cent hectares de forêt afin de permettre le maintien de ces oiseaux.

R. DAJOZ

J.L. CLOUDSLEY-THOMPSON. — *Evolution and adaptation of terrestrial Arthropods*. Un volume 141 pages. Springer éditeur, Berlin, 1988. Prix : 59 D.M. ISBN : 3-540-18188-1.

Ce petit livre n'est pas, comme le rappelle l'auteur, un traité exhaustif. Il a seulement pour but de faire connaître par quels moyens les Arthropodes ont pu coloniser le milieu terrestre avec le succès que l'on connaît, et quelles sont les adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales qui en résultent. L'approche du sujet est essentiellement fonctionnelle. Une première partie montre les diverses conséquences de la vie sur terre, en insistant sur les mécanismes qui limitent la perte d'eau, sur les phénomènes respiratoires, sur l'excrétion. Puis sont étudiés l'acquisition du vol chez les insectes, les mécanismes de la reproduction en milieu terrestre, les adaptations aux milieux extrêmes. Les mécanismes de dispersion et de migration sont également analysés ainsi que les structures et comportements liés à la défense contre les ennemis. Un chapitre est consacré aux Crustacés terrestres.

R. DAJOZ

O. ROGER ANDERSON. — *Comparative Protozoology. Ecology, physiology, life history*. Un volume relié XII + 482 pages. Springer éditeur, Berlin, 1988. Prix : 118 DM. ISBN : 3-540-18082-6.

Cet ouvrage sur les Protozoaires est intéressant à deux titres. Tout d'abord il présente l'étude zoologique classique sous un aspect moderne en prenant en compte les données récentes par exemple sur l'ultrastructure ou sur les cycles de développement. Ensuite des informations de nature physiologique et aussi de nature écologique sont apportées sur tous les groupes systématiques de Protozoaires. Elles traitent de notions aussi variées que l'influence des facteurs physico-chimiques du milieu, la croissance des populations, la compétition, les successions écologiques, etc. Le plan du livre est le suivant :

1. Morphologie et écologie des divers groupes de Protozoaires.
2. Ultrastructure « fonctionnelle ».
3. Physiologie (métabolisme, nutrition, respiration, osmorégulation, locomotion) ; reproduction et cycles de développement.

R. DAJOZ

G.R. VAN BLARICOM, J.A. ESTES (éditeurs). — *The community ecology of sea otters*. Un volume relié XVI + 247 pages. Springer éditeur, Berlin, 1988. Prix : 158 DM. Collection «Ecological Studies» n°65. ISBN : 3-540-18090-7.

Ce livre paraît être le premier dont l'intérêt est centré sur le rôle d'un Mammifère marin sur l'ensemble de l'écosystème dans lequel il vit. La loutre de mer (*Enhydra lutris*) est un Mammifère original par son écologie. Autrefois répandue sur le littoral Pacifique Nord de l'Amérique jusqu'à la Basse Californie ainsi que dans les îles Kouriles, Aléoutiennes et sur les côtes du Kamtchatka, la loutre de mer est maintenant localisée à la Californie centrale, aux îles Aléoutiennes et Kouriles. Le rôle de ce prédateur a fait l'objet d'appréciations diverses. Selon certains la loutre de mer, en consommant beaucoup d'organismes phytophages brouteurs d'algues comme les oursins, favorise le développement des herbiers littoraux de grandes algues brunes et elle a un rôle utile. Pour d'autres comme les pêcheurs elle consomme de grandes quantités de Crustacés et Mollusques d'intérêt commercial et il convient d'en limiter le nombre. Ce livre a en partie pour but de résoudre ce dilemme, en apportant des données précises sur l'écologie de la loutre, en particulier sur son régime alimentaire et ses conséquences. Le premier chapitre est une présentation générale de la loutre de mer : position systématique, morphologie, distribution géographique, régime alimentaire (divers Mollusques et Crustacés, oursins, beaucoup plus rarement poissons et oiseaux marins). Les techniques de capture des proies sont aussi précisées. Les autres chapitres reprennent de façon détaillée l'étude de l'alimentation dans les divers milieux littoraux fréquentés et les conséquences de cette prise de nourriture sur les herbivores (oursins) et donc sur les algues, et aussi sur d'autres proies comme les moules qui sont très recherchées. La conclusion est que le rôle de la loutre de mer a sans doute été surestimé et que les recherches sont à poursuivre.

R. DAJOZ

LIVRE ROUGE DES ESPÈCES MENACÉES EN FRANCE. — TOME 2. ESPÈCES MARINES ET LITTORALES MENACÉES. — Secrétariat de la Faune et de la Flore. M.N.H.N. Paris, 1987.

Le Secrétariat de la Faune et de la Flore du Muséum National d'Histoire Naturelle nous propose en 7 fascicules et 356 pages, le tome 2 du Livre Rouge des Espèces menacées en France, consacré aux espèces marines et littorales. C'est là une œuvre ambitieuse, pour ne pas dire une gageure. Les difficultés abondent : ampleur du sujet, tant en terme géographique qu'en nombre d'espèces animales et végétales susceptibles d'entrer dans ce inventaire, choix des limites géographiques, de l'échelle dimensionnelle des organismes, définition exacte et, surtout unifiée (ce qui n'est pas le cas) de la notion d'espèce menacée, de ce qui a effectivement, disparu, acceptation ou refus des espèces introduites, localisées, parfois conquérantes, voire éliminatrices, etc., etc.

Ce sont ces difficultés qui ont, en définitive, déterminé la très grande hétérogénéité des fascicules et, partant, leur exhaustivité. Seule une politique éditoriale stricte, contraignante, aurait pu venir à bout de cette hétérogénéité. Mais comment la mettre en œuvre ? Fallait-il même la rechercher à tout prix, compte tenu que cette hétérogénéité apparaît intrinsèque aux sujets à traiter ?

Le domaine défini comme littoral (fasc. 49, flore vasculaire et lichens) est clairement conceptualisé. Les observations, relativement faciles et établies depuis longtemps, ont permis

une analyse qui ne cède en rien à celle du tome 1, tant en terme d'espèces signalées qu'en espèces menacées ou disparues. Ce caractère exhaustif se retrouve avec les oiseaux qui, bien que mobiles, volent, se posent, migrent, pondent, dans un environnement aérien et terrestre contrôlé.

Les difficultés commencent avec les organismes typiquement marins. Limitées pour les tortues représentées par quelques espèces (encore que certaines disgressions, bien que passionnantes, n'aient pas leur place dans un inventaire), ces difficultés s'accroissent avec les mammifères et bien entendu, avec les poissons. Chez les mammifères, les pinnipèdes, partiellement terrestres, s'opposent aux cétacés, comme le met bien en évidence l'auteur du fascicule 46. Le lecteur s'étonne, néanmoins, que, parmi les cétacés, *a priori* les plus abondants, l'auteur ne se penche vraiment que sur le seul marsouin (*Phocoena phocoena*), toujours rare en Méditerranée alors que l'on sait que, parmi les Delphinidae de cette mer, *Delphinus delphis* a quasiment disparu de nos côtes, que *Tursiops truncatus* s'est très raréfié alors que *Stenella coeruleoalba* semble en expansion. Le roquail *Balaenopterus physalus* est encore commun entre la Corse et la Côte d'Azur et serait, en abondance, la deuxième espèce de cétacés méditerranéens. Le fascicule 43 consacré aux poissons n'attire pas de remarques particulières, si ce n'est qu'il met clairement en évidence les problèmes posés par la notion même d'espèce menacée, en signalant, par exemple, ce qui pourrait n'être que des variations quantitatives à long terme (*Balistes carolinensis*, *Argyrosomus regius*, *Corvina nigra*) ou des difficultés de récolte (*Zeugopterus punctatus*, *Raniceps rannius*).

Il a fallu beaucoup de courage, voire même de témérité aux auteurs des fascicules 47 et 48. Il est difficile d'admettre que, seuls, 15 invertébrés sur environ 10.000 (0,15 %) et 7 algues sur 1.100 (0,6 %) seraient menacés. Nous savons, par exemple que les Amphipodes Ampeliscidae de la région de Roscoff ont disparu après l'«Amoco Cadiz» et ne sont que très partiellement réapparus, que les Polychètes Onuphiidae *Hyalinocia tubicola* ou Serpulidae *Diurpa arietina* ont fortement régressé sur certaines côtes méditerranéennes. Mais l'on sait, aussi, que ces espèces sont susceptibles de reprendre leur place dès lors que cessent ou s'atténuent les perturbations. C'est, semble-t-il le cas, actuellement, pour l'algue *Phaeophyceae Cystoseira siricta* en baie de Marseille. Le cas, très curieux, du mollusque *Myrtea spinifera*, au large de l'émissaire de Marseille, mériterait, peut-être, une étude particulière.

En fait, dans le milieu marin, la notion d'«espèce menacée» ne saurait être appréhendée avec la même rigueur, ou plutôt selon la même conception que dans le milieu terrestre. Il serait, sans aucun doute, préférable de prendre en compte la notion d'habitat menacé, de peuplement (ou communauté, ou biocoenose) menacé, en signalant, à ce propos, quelles espèces, en leur sein, paraissent, à l'observation ponctuelle, raréfiées, menacées, disparues. Il apparaît à ce niveau, la notion d'espèce en expansion, en remplacement. Ceci peut, d'ailleurs, conduire très loin, comme, par exemple, à considérer comme menacée, une espèce (le Bryozoaire *Watersipora aeternum*) qui a probablement éliminé, du bassin d'Arcachon, notre très indigène *Alcyonium polyum*, lequel pourrait, peut-être, retrouver peu ou prou sa place si son éliminateur disparaissait. L'auteur de ces lignes croit bien se souvenir avoir récolté, jadis, des *A. polyum* sur de grandes *Ostrea* en baie de Seine. La multiplication des huîtres ne lui paraît pas nécessairement une cause essentielle de la disparition d'*A. polyum*.

D'une manière générale, pour l'ensemble des fascicules, les auteurs ont bien analysé les causes, multiples, et le plus souvent synergiques, de ces menaces, de ces disparitions.

Il faut féliciter chaleureusement tous ceux qui, à un titre ou à un autre, ont participé à l'élaboration de ce tome 2, et les

remercier tant pour les données qu'ils nous apportent que pour les lacunes, bien identifiées maintenant, qu'il nous faudrait combler.

Ces «notes de lecture» ne seraient point complètes si elles ne rendaient pas Hommage à nos trois jeunes Compatriotes D. MARCHESSAUX, A. ARGOLAS et G. VUGNIER et à leur guide mauritanien E. OULD ELEMINE qui ont payé de leur vie, leur passion pour les espèces menacées.

G. BELLAN

III — ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE VÉGÉTALE

M.G. BARBOUR, W.D. BILLINGS (éditeurs). — *North American terrestrial vegetation*. Un volume relié X + 434 pages. Cambridge University Press, 1988. Prix : 45 £. ISBN : 0-521-26198-8.

Cet ouvrage traite de la végétation de la moitié nord du continent américain, depuis les toundras de l'Alaska jusqu'aux forêts tropicales de l'état de Panama. Chacun des treize chapitres est rédigé par un spécialiste et consacré à un grand type de formation végétale. Les formations qui sont reconnues sont : la toundra arctique ; la forêt boréale ; les forêts des Montagnes Rocheuses ; les forêts de résineux du nord ouest des États-Unis en bordure du Pacifique ; les déserts et les steppes des régions de basse altitude de l'ouest ; les forêts de Californie ; le chaparral ; les déserts chauds ; la Prairie ; les forêts décidées de l'est des États-Unis ; la végétation des plaines côtières du sud-est des États-Unis ; la végétation tropicale et subtropicale de l'Amérique centrale ; la végétation alpine. Chaque chapitre renferme une ou plusieurs cartes indiquant la localisation des formations étudiées, de nombreuses données d'ordre climatique, pédologique et une analyse très complète de la végétation et des associations végétales. On trouve aussi des données sur la morphologie, la physiologie et l'écologie des espèces les plus caractéristiques. Il y a une illustration abondante. Cette synthèse moderne semble bien être la première à paraître relative à l'ensemble du continent nord américain.

R. DAJOZ

P.S. NOBEL. — *Environmental biology of Agave and cacti*. Un volume relié X + 270 pages. Cambridge University Press, 1988. Prix : 35 £. ISBN : 0-521-34322-4.

Parmi les éléments caractéristiques de la végétation des zones arides du continent américain, les Cactées et les Agaves sont certainement les plus remarquables. Le genre *Agave* (Monocotylédone, famille des Agavaceae voisine de celle des Liliaceae) renferme environ 135 espèces de plantes à feuilles succulentes dont le centre d'origine paraît être au Mexique. Les Cactées (Dicotylédone ; famille des Cactaceae) riches de 122 genres et 1600 espèces sont également des endémiques américaines (à l'exception d'un *Rhipsalis* africain peut être introduit). Ces deux groupes de végétaux donnent à certains paysages américains une allure tout à fait caractéristique. Bien que très éloignés au point de vue systématique, les Agave et les Cactées présentent des convergences remarquables, morphologiques, anatomiques et physiologiques. Certaines sont des plantes spectaculaires : *Carnegeia gigantea* atteint 12 mètres de haut, pèse 2 tonnes et vit 250 ans

L'auteur de ce livre a beaucoup étudié les Cactées et les Agaves et il présente une très bonne synthèse. Le premier chapitre est consacré à l'intérêt économique de ces plantes qui ont déjà été utilisées anciennement par les Indiens et qui le sont encore à l'heure actuelle, tandis que certaines font l'objet de cultures industrielles, non seulement en Amérique mais dans les autres continents où elles ont été introduites. Une étude taxonomique et morphologique très complète précède la partie du livre qui est consacrée à des questions de physiologie et d'écologie en rapport avec la vie en milieu aride : échanges gazeux, mécanismes de la photosynthèse de type CAM, métabolisme de l'eau, action des températures extrêmes, besoins nutritifs. Le dernier chapitre est consacré à l'étude de la productivité des Cactées et des Agaves. Ces plantes ont une productivité élevée et on les compare à d'autres végétaux et elles ont donc un intérêt économique certain pour le pays à climat aride. L'auteur rappelle que, en 1965 la production de sisal (fournit par *Agave sisalana*) a été de 800.000 tonnes. Ce livre qui fait le point sur un groupe de végétaux remarquables est en outre très bien illustré.

R. DAJOZ

B. BOULLARD. — *Dictionnaire de botanique*. Un volume 398 pages. Editions Ellipses, Paris, 1988.

Cet ouvrage présente un intérêt évident, tant pour l'écologiste que pour l'aménageur, car il offre sous une forme condensée compte tenu de l'ampleur du vocabulaire botanique existant un panorama très complet des termes essentiels, avec des définitions courtes toujours assorties d'exemples ou de propriétés caractéristiques. Les nombreux renvois permettent de relier chaque mot analysé à d'autres de sens voisin ou auxquels il est fait référence dans la définition donnée. L'auteur, habile dessinateur, a illustré lui-même le thème de façon très efficace, en bas de chaque page.

Les termes utilisés communément en écologie végétale, tels que «acidophile», «mésotrophe», «vicariant», et ceux désignant des formations végétales sont également présents dans cet ouvrage, ce qui en élargit considérablement l'intérêt. Il faut insister sur la simplicité, volontaire, du langage utilisé par l'auteur, et la clarté des définitions, phénomène suffisamment rare pour qu'il mérite d'être souligné. Ces qualités, ainsi que le prix modique de ce dictionnaire de 400 pages (130 FF), le recommandent tout particulièrement aux étudiants, enseignants, et toutes personnes susceptibles de s'intéresser aux végétaux ou aux paysages.

J.F. PONGE

J.D. TENHUNEN, F.M. CATARINO, O.L. LANGE, W.C. OECHEL (éditeurs). — *Plant responses to stress. Functional analysis in Mediterranean ecosystems*. Un volume relié XI + 668 pages. Springer éditeur, Berlin, 1987. — Collection «Nato series», ecological sciences n°15. Prix 278 DM. ISBN : 3-540-16082-5.

Ce livre est le résultat d'un colloque sur les réponses de la végétation des régions à climat méditerranéen à des stress d'origines diverses. La première partie est consacrée à diverses questions de méthodologie. La deuxième partie présente les réactions des végétaux à des stress de nature hydrique. La troisième partie est consacrée aux caractéristiques des végétaux se développant sous un climat méditerranéen en ce qui concerne la photosynthèse et la production primaire. La quatrième partie étudie le cycle du carbone et les

réponses des végétaux à des carences en divers éléments. La cinquième partie est consacrée à la croissance, au développement et à la structure des végétaux et la sixième partie expose les conséquences du feu sur les peuplements. Enfin la dernière partie expose les réponses de la végétation aux stress, mais cette fois au niveau du «paysage». Ce livre est un reflet des nombreuses recherches qui se poursuivent dans les diverses régions du globe soumises à un climat de type méditerranéen.

R. DAJOZ

T.C. HUTCHINSON, K.M. MEEMA (éditeurs). — *Effects of atmospheric pollutants on forest, wetlands and agricultural ecosystems*. Un volume relié XXVII + 652 pages. Springer éditeur, Berlin, 1987. Prix : 274 DM. ISBN : 3-540-16084-1. Collection NATO Series, ecological sciences n°16.

Voici un important ouvrage qui réunit, sur le thème des polluants d'origine atmosphérique, une série d'articles de synthèse et d'articles traitant de cas particuliers. Les thèmes exposés sont les suivants :

1. Aperçus du déclin des forêts par régions géographiques, en Europe et en Amérique du Nord.
2. Les réactions des végétaux aux pluies acides.
3. Les autres causes du déclin des forêts : sécheresse, oxydes d'azote et ozone.
4. Études dendrochronologiques
5. L'acidification des sols et l'accumulation de métaux toxiques tels que l'aluminium
6. Études sur les Bryophytes et les Lichens de l'action des divers polluants.
7. Les conséquences des polluants atmosphériques sur les végétaux cultivés.
8. Conséquences pour les zones humides : marais, tourbières.
9. Les écosystèmes naturels, émetteurs possibles de polluants à base de soufre.

R. DAJOZ



Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le **Bulletin d'Écologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du **Bulletin**, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être cliqués directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles.

Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. In : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrit qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 20-1989

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	80 F	260 F	340 F
AUTRES PAYS	80 F	330 F	410 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	40 F	130 F	170 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	480,77 F	10,10 F	490,87 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	432,69 F	9,09 F	441,78 F
ÉTRANGER	500,00 F	10,50 F	510,50 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	450,00 F	9,45 F	459,45 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

27 JUIN 1989

